АКАДЕМИЯ НАУК СССР

COMMONWEALTH INST.
ENTOMOLOGY LIBRARY
28 AUG 1950
SERIAL Em.447
SEPARATE

EXD

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

2B p. 289 - Rev.
R 297 - "
301 - "
Rv " 327 - "
341 - "
R2 354 - "

том XXIX, вып. 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1950

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

РЕДАКЦИЯ:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (редактор), А. А. ЗАХВАТКИН (зам. редактора),
Л. Б. ЛЕВИНСОН (секретарь), чл.-корр. В. А. ДОГЕЛЬ, В. И. ЖАДИН,
Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, С. И. ОГНЕВ, А. А. СТРЕЛКОВ

ТОМ XXIX 1950 ВЫПУСК 4

июль — август

Адрес редакции:

Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии
Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова,
Редакция зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 4

ШЕСТОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИМ ПРОБЛЕМАМ ПРИ ЗООЛОГИЧЕСКОМ ИНСТИТУТЕ АКАДЕМИИ НАУК СССР 5—9 апреля 1950 г.

Академик Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ

Шестое совещание по паразитологическим проблемам, созванное в Ленинграде при Зоологическом институте Академии Наук СССР, сосредоточило внимание на рассмотрении двух проблем: 1) природная очаговость трансмиссивных болезней человека и животных в разрезе краевой паразитологии (эпидемиологии) и 2) паразитарные болезни рыб в связи с их акклиматизацией и интродукцией в новые районы. Обе проблемы имеют большой теоретический интерес и практическую целеустремленность в направлении оздоровления природы нашей страны при активной реконструкции ее фауны.

В основе разрабатываемых вопросов лежало развитое автором учение о природной очаговости трансмиссивных болезней, о паразитоценозах и об организме хозяина как о среде обитания паразита, а также эколого-паразитологическое направление работ по паразитарным заболеваниям рыб В. А. Догеля и его школы.

Постановка именно этих проблем была связана с определившимся участием советских паразитологов в работах по выполнению грандиозного Сталинского плана переделки природы — с полезащитным лесоразведением, развитием травопольных севооборотов и строительством прудов и водоемов для получения устойчивых урожаев, а также с постановлением ЦК ВКП(б) и Совета Министров СССР о трехлетнем плане повышения продуктивности животноводства.

Совещание привлекло более 170 участников из девяти союзных республик и 28 городов. На совещании были представлены 66 научных и научно-практических учреждений.

Ленинград был представлен 18 учреждениями (Военно-медицинская академия им. С. М. Кирова, Военно-морская медицинская академия, Ленинградский государственный университет, Институт для усовершенствования врачей, Институт усовершенствования ветеринарных врачей, Всесоюзный научно-исследовательский институт озерного рыбного хозяйства, Научно-исследовательский ветеринарный институт, Институт полярного земледелия и др.).

Из Москвы прибыли 16 участников от 13 учреждений (Институт эпидемиологии и микробиологии и Институт вирусологии Академии медицинских наук СССР, Институт малярии, Мосрыбвтуз им. Микояна, Пушной институт, Зоотехнический институт, Всесоюзный институт рыбного хозяйства и др.).

Были представители от десяти университетов (Московского, Ленинградского, Киевского, Казанского, Томского, Свердловского, Днепропетровского, Молотовского, Львовского и Петрозаводского), трех педагогических и двух сельскохозяйственных институтов (всего более чем от 20 высших учебных заведений).

От союзных академий участвовали представители зоологических институтов Украинской, Белорусской, Азербайджанской и Грузинской ака-

демий наук, от филиалов Академии Наук СССР Карело-финского и Таджикского, а также от Мурманской и Карадагской биологических станций. Были представлены также противочумные и противотуляремийные учреждения и различные специальные лаборатории.

Таким образом, по своему составу шестое совещание (так же как и предыдущие) практически являлось съездом всесоюзного значения представителей многих учреждений различного профиля. Участие большого числа специалистов обеспечило широкий обмен опытом и разностороннее обсуждение заслушанных докладов.

Всего было сделано 52 доклада (22 — представителями ленинградских учреждений, 11 — московских и 19 — представителями учреждений других городов).

Жизнь показывает практичность проведения таких совещаний, которые принимают все более и более целеустремленный характер, что поднимает качество проводимой работы на большую высоту.

Совещание приняло постановление по ряду вопросов, которые и публикуются здесь в расчете на то, что зоологи различных учреждений нашей страны учтут актуальность рассмотренных проблем и примут активное участие в дальнейшей их разработке.

ПОСТАНОВЛЕНИЕ
VI СОВЕЩАНИЯ ПО ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИМ ПРОБЛЕМАМ, СОЗВАННОГО ЗООЛОГИЧЕСКИМ ИНСТИТУТОМ АКАДЕМИИ НАУК СССР
5—9 апреля 1950 г.

Основные задачи, поставленные перед советской паразитологической наукой грандиозным Сталинским планом переделки природы засушливых районов нашей страны и постановлением ЦК ВКП(б) и Совета Министров СССР о трехлетнем плане повышения продуктивности животноводства, нашли широкое отражение как в программном вступительном докладе акад. Е. Н. Павловского, так и в работе всего совещания.

Совещание отмечает актуальность поставленных в повестку его работы проблем, направленных на преобразование природы и оздоровление нашей страны: 1. Природная очаговость трансмиссивных болезней человека и животных и краевая паразитология; 2. Паразитарные болезни рыб в связи с их акклиматизацией и интродукцией в новые районы.

Совещание отмечает, что в основе этих проблем лежат: развитое акад. Е. Н. Павловским учение о природной очаговости трансмиссивных болезней, о паразитоценозах и об организме хозяина, как среде обитания паразита, и эколого-паразитологическое направление работ члена-корр. АН СССР В. А. Догеля и его школы.

Достигнутые успехи в разрешении этих и других паразитологических проблем получили высокую оценку: трое паразитологов — акад. Е. Н. Павловский, акад. К. И. Скрябин и проф. П. П. Перфильев с сотрудниками удостоены за свои труды почетного звания лауреатов Сталинских премий по присуждению 1949 года.

Совещание с удовлетворением отмечает широкое участие в его работе сотрудников научных и научно-практических учреждений Москвы, Ленинграда, Киева, Минска, Тбилиси, Сталинабада и многих других научных центров страны, обеспечившее широкий обмен опытом и всестороннее обсуждение, и с сожалением констатирует невозможность участия в Совещании, вследствие болезни, акад. К. И. Скрябина и повторяющееся отсутствие работников противомалярийных учреждений.

Придавая большое значение докладам по вопросам дальнейшего изучения природной очаговости с исследованием эпидемиологических и эпизоотологических особенностей распространения трансмиссивных болезней человека и животных, а также разработке мер по профилак-

тике и борьбе с ними, Совещание отмечает ряд теоретических докладов, посвященных проблеме вида применительно к животным паразитам, специфичности паразитизма, жизненным циклам паразитов и структуре паразитоценозов. Совещание отмечает правильную методологическую направленность этих докладов, но указывает на их малочисленность и на очередную необходимость усиления внимания к разработке теоретических проблем общей и частной паразитологии на основе партийной, диалектико-материалистической теории.

В разультате заслушания и обсуждения 55 научных докладов VI Совещание по паразитологическим проблемам пришло к следующим заключениям.

Природная очаговость трансмиссивных болезней, их переносчики и краевая паразитология

Ряд докладов был посвящен вопросам природной очаговости болезней человека и животных в аспекте краевой паразитологии. Совещание особо отмечает дальнейшие, широко развернувшиеся работы по изучению таких заболеваний, как клещевой энцефалит, туляремия, клещевой возвратный тиф и клещевые риккетсиозы, а также различные протозойные заболевания домашних животных в отдельных географических районах Союза ССР.

Успехи, достигнутые в комплексном изучении природных очагов туляремии и основных эпидемиологических закономерностей их существования, позволили научно обосновать пути их оздоровления. Совещание считает необходимым проведение комплексных исследований в новых типах очагов; необходимо также расширить работы по выяснению значения полезащитных насаждений в эпидемиологии туляремии, клещевого энцефалита, клещевых риккетсиозов и других инфекций, исходя из ожидаемых изменений степной фауны. Отмечая успехи в дальнейшем изучении очагов клещевого энцефалита, Совещание рекомендует обратить внимание на более углубленные исследования биологии и экологии клещей переносчиков, выяснение значения норовых видов иксодовых клещей в возможном поддержании природных очагов болезни. Следует также изучить комплексными методами «островные» участки с энцефалитными очагами и установить связь их с основной таежно-лесной полосой их распространения. Особой задачей многостороннего значения являются начатые Отделом паразитологии Зоологического института Академии Наук СССР работы по установлению северной границы распространения иксодовых клещей на территории Союза ССР, а также очагов массового их размножения.

Совещание поддерживает просьбу Зоологического института АН СССР, адресуемую ко всем зоологам, краеведам, ветеринарам, животноводам, охотникам, о собирании материала по северной границе распространения иксодовых клещей и присылке их с надлежащим этикетажем в ЗИН. Существенную ценность могут представлять и эпизодические сборы клещей.

Совещание считает необходимым продолжать изыскание эффективных способов индивидуальной защиты человека и домашних животных от нападения клещей и способов борьбы с ними в природных условиях и на самих животных — их хозяевах. Учитывая, что иксодовые клещи на одной и той же территории могут иметь значение как вредители здоровья человека и домашних животных, Совещание считает необходимым, чтобы вопросы борьбы с такими видами клещей разрешались как единая задача медико-ветеринарного, народнохозяйственного и биологического значения, что требует комплексности как в разработке системы мероприятий по борьбе с клещами, так и при проведении рекомендуемых мер в практике самой борьбы.

В работе по изучению природных очагов клещевого возвратного тифа в Грузии выяснены новые особенности Ornithodorus verrucosus как переносчика и, в частности, возможность перехода его в хозяйственные стации, т. е. в непосредственное соседство с человеком; это обстоятельство приводит к необходимости разработки мер по предупреждению образования новых очагов клещевого рекурренса близ человека и борьбы с этим переносчиком в природных его очагах.

Наблюдения над длительностью голодания клещей Ornithodorus papillipes и других видов того же рода дают ценные материалы для объяснения причин чрезвычайной длительности существования природных очагов клещевого возвратного тифа; Совещание рекомендует расширить эти наблюдения в сторону изучения физиологических процессов, лежащих в основе весьма длительного голодания этих клещей.

Совещание обращает внимание на необходимость унификации методов количественного учета при полевых исследованиях клещей (иксодовых, аргасовых, гамазовых и др.) — переносчиков трансмиссивных болезней, а также отмечает, что ряд имеющихся в литературе неточностей в видовом определении иксодовых клещей основан на противоречиях в устаревших литературных источниках, в настоящее время разрешаемых в сводке Б. И. Померанцева, выходящей в серии «Фауна СССР».

Совещание отмечает большое хорошо испытанное значение комплексного изучения диких млекопитающих, их факультативных и постоянных паразитов, в связи с эпидемиологическим и эпизоотологическим их значением (ЗИН АН СССР, Таджикский филиал АН СССР, Отдел паразитологии и медицинской зоологии Института эпидемиологии, микробиологии и инфекционных болезней Академии медицинских наук СССР, Биологический н.-и. институт при Молотовском университете, Туляремийная станция Ленинграда и др.).

Большой интерес представляют полученные новые данные по биологии человеческой блохи. Совещание считает необходимым продолжение этих исследований в различных районах Советского Союза, а также изучение биологии других паразитов, в своем существовании тесно связанных с жизнью и деятельностью человека.

Проблема борьбы с оводами и комплексом «гнуса»

Совещание отмечает историческое значение постановления Совета Министров и ЦК ВКП(б) от 26. V. 1949 г. для разрешения противооводовой проблемы. Небывалый размах противооводовых мероприятий, развернувшихся на всей территории Советского Союза во исполнение этого постановления, стал возможен только благодаря успехам советских паразитологов, приложивших много труда для детального изучения фауны, биологии и экологии оводов и изыскания простых, дешевых и высокоэффективных способов борьбы с ними.

Совещание отмечает большое значение работ акад. Е. Н. Павловского и его сотрудников, поставивших эту проблему, Д. В. Савельева — автора нового метода борьбы с кожными оводами крупного рогатого скота при помощи масляных растворов ДДТ, Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, Института зоологии АН Узбекской ССР и ряда других коллективов паразитологов.

Учитывая большое народнохозяйственное значение быстрейшего разрешения противооводовой проблемы и особую важность в успехе проводимых мероприятий по борьбе с кожными оводами знания изменений сезонной динамики развития оводов, связанных с конкретными условиями среды их обитания, Совещание считает необходимым:

1. Просить Министерство сельского хозяйства СССР принять безотлагательные меры к составлению календарных планов противооводо-

вых мероприятий для всех республик и областей СССР на 1951 г. с учетом особенностей развития оводов в каждом конкретном географическом районе.

2. Созвать в октябре 1950 г., перед началом сплошной обработки всего пораженного оводами поголовья крупного рогатого скота, специальное совещание при Главном ветеринарном управлении Министерства сельского хозяйства СССР, с привлечением широкого круга паразитологов, ветеринарных работников и представителей заинтересованных ведомств для обобщения опыта проведения борьбы с кожными оводами и принятия оптимальных сроков проведения и количества противооводовых обработок.

3. Для обеспечения успеха работы этого совещания и для оказания на местах практической помощи ветеринарным организациям в составлении конкретных календарных планов обработки животных рекомендовать научно-исследовательским организациям, а также непосредственным участникам настоящего совещания, работающим в области ветеринарной энтомологии, как можно быстрее развернуть работу по изучению особенностей фенологии и видового состава кожных оводов крупного рогатого скота и копытных дикой фауны в различных районах Советского Союза.

Отмечая большие успехи, достигнутые в борьбе с оводами, Совещание считает в то же время крайне необходимыми дальнейшие исследования в этом направлении и увязку противооводовых обработок с мероприятиями по борьбе с кровососущими паразитами тех же животных для создания единой для данной территории системы мероприятий, обеспечивающей защиту сельскохозяйственных животных от важнейших паразитических насекомых и клещей.

Совещание отмечает значительные успехи, достигнутые за последнее время в области изучения комплекса кровососущих двукрылых насекомых, нападающих на человека и на домашних животных.

Экологический метод исследования слепней в тугайном биотопе низовьев Аму-Дарьи, основанный на выявлении во внешней среде факторов, наиболее существенных для понимания характера взаимосвязей между организмом и средой его обитания, позволил установить тесную связь генезиса фауны слепней с генезисом тугайной растительности. Это положение послужило теоретической основой для организации защиты лошадей от массового нападения слепней и, следовательно, массовой заболеваемости трипанозомозом, путем рационального использования пастбищ.

Совещание отмечает необходимость дальнейших исследований по изысканию отпугивающих средств с повышенной стойкостью их действия и инсектицидов, обладающих большой скоростью токсического действия на насекомых и клещей.

Значительный научный и практический интерес представляют работы кафедры эпизоотологии Ивановского сельскохозяйственного института по изысканию химических и механических средств индивидуальной защиты лошадей от нападения кровососущих двукрылых насекомых, в целях профилактики трансмиссивных болезней. Предлагаемые меры защиты (временное прекращение выпаса лошадей в неблагополучных по инфекционным заболеваниям хозяйствах и обработка больных лошадей отпугивающими насекомых и клещей средствами, а также применение индивидуальных сеток — вариант отпугивающих сеток акад. Е. Н. Павловского) могут быть рекомендованы для более широкого испытания на животных. В связи с этим необходимо обратиться в Министерство рыбной промышленности СССР с просьбой об организации на одном из сетевязальных заводов выпуска партии бредневой дели требуемого сорта для массового изготовления сеток акад. Павловского для индивидуальной защиты не только животных, но и людей.

Детальное изучение двукрылых кровососущих насекомых, нападающих на домашних животных, и способов борьбы с ними не только имеет большое самостоятельное значение в связи с потерями в продуктивности животноводства, но и тесно связано с вопросами изучения природных очагов ряда инфекций и инвазий и с профилактикой этих заболеваний у людей и животных. Так как эта проблема остается еще весьма слабо разработанной в ветеринарии, Совещание рекомендует научным зооветеринарным организациям уделить должное внимание ее изучению.

Ихтиопаразитология и гельминтология

Совещание отмечает, что среди проблем паразитологии, по которым коллектив советских ученых за последние годы достиг значительных успехов и превзошел уровень зарубежной науки, основными являются следующие:

а) вопросы общей и экологической паразитологии, проблемы изменчивости и специфичности паразитов, разрабатываемые на базе творческого дарвинизма акад. Е. Н. Павловским и членом-корр. АН В. А. Догелем;

б) вопросы общей и частной гельминтологии, успешно разрабатываемые акад. К. И. Скрябиным;

в) вопросы ихтиопаразитологии, разрабатываемые членом-корр. АН В. А. Догелем, руководителем лаборатории болезней рыб ВНИОРХ;

г) вопросы краевой ихтиопаразитологии.

Совещание отмечает, что изучение изменчивости и систематики на новых основах дало исключительно интересные результаты на ряде паразитических червей. Разработано учение о жизненных циклах моногенетических сосальщиков и получены новые данные по отдельным их представителям. Совещание отмечает большую работу, проведенную в этом отношении Б. Е. Быховским. Интересные материалы получены по вопросам внутривидовых и межвидовых взаимоотношений широкого лентеца в зависимости от густоты популяции при разных степенях инвазии (акад. Е. Н. Павловский и проф. В. Г. Гнездилов). Совещание рассмотрело программу акклиматизации рыб в СССР и подвело итог нашим знаниям паразитофауны рыб при акклиматизации, заслушав по этому вопросу доклады сотрудников ВНИОРХ.

Вопросы краевой ихтиопаразитологии успешно разрабатываются в настоящее время в Ленинграде, Москве, Киеве, Львове и Томске. Весьма важны работы по червям, передающимся от рыб человеку и животным; изучаются способы борьбы с фасциолезом на пастбищах с применением различных удобрений.

Основые вопросы, подлежащие изучению в ближайшие годы

В план дальнейших работ необходимо включить:

1. Осуществление научными работниками и учреждениями комплексного подхода в решении отдельных вопросов, продолжение работы по проблеме паразитоценозов и эколого-физиологического изучения паразитов.

2. Изучение паразитофауны рыб в новых прудах и водохранилищах, устраиваемых в процессе осуществления государственных планов полезащитного лесонасаждения и гидростроительства; в процессе этих работ должны быть предотвращены возможности развития массовых эпизоотий.

3. Изучение распространения главнейших заболеваний прудовых рыб и разработка требуемых мер борьбы. Следует продолжать работы,

начатые в этом направлении в отношении борьбы с дактилогирозом, бранхиомикозом и другими болезнями. Обратить внимание на эффективность применения синэргетиков при борьбе с различными заболеваниями.

4. Изучение заболеваний рыб, уже акклиматизированных в различных районах СССР (шипа, сазана, черного окуня, американского сома, кефали и др.). Дальнейшее изучение паразитофауны рыб при акклиматизации как в материнских, так и в заселяемых районах.

5. Изучение биологии, жизненных циклов, хозяйственного и эпидемиологического значения отдельных видов паразитов, среди которых особое внимание обратить на дактилогирид, ремнеца, личинок дигенетических сосальщиков, грибковые и вирусные заболевания.

6. В целях дальнейшего изучения санитарно-эпизоотологического состояния усилить изучение краевой ихтиопаразитологии, особенно в отношении белых мест карты. Продолжить фаунистические исследования на Дальнем Востоке, Украине, в Карело-Финской ССР, Сибири и на реках.

7. Продолжение изучения паразитофауны морских рыб в связи с возможностью прогноза и изучения влияния паразитарных факторов на рыбные запасы и их воспроизводство.

8. Продолжение работ по изменчивости и специфичности паразитов.

9. Изучение беспозвоночных, как промежуточных хозяев, в связи с увеличивающимися перевозками новых кормовых объектов.

10. Продолжение работ по влиянию удобрений на пастбищах на взрослых паразитов и их стадии жизненного цикла, а также переносчиков.

Организационные вопросы

По организационным вопросам приняты следующие решения:

1. Необходимо участие специалистов-ихтиопатологов как при составлении планов акклиматизации, так и при их реализации. При этом обязателен санитарный контроль материнских заселяемых водоемов и посадочного материала.

2. При акклиматизации в целях получения рыб, свободных от паразитов (что будет способствовать поднятию рыбопродуктивности водоемов), рекомендовать в тех случаях, когда это возможно, переброску рыб в стадии икры, которая почти всегда совершенно свободна от паразитов.

3. При выборе для заселения рекомендовать такие водоемы, в которых нет близко родственных пересаживаемым видов рыб.

4. Просить ВНИОРХ поставить перед Министерством рыбной промышленности СССР вопрос об издании специального распоряжения, категорически запрещающего бесконтрольные перевозки рыб и беспозвоночных. Обратить особое внимание на Dactylogyrus solidus, который уже явился причиной гибели рыб в ряде рыбхозов и который сейчас является наиболее опасным вредителем в прудовых хозяйствах в центральных и северо-западных областях Советского Союза. В связи с этим необходимо обследовать санитарно-эпизоотологическое состояние рыбопитомника, откуда в настоящее время рыбхозы получают посадочный материал. Просить Министерство рыбной промышленности РСФСР впредь до обследования рыбопитомников обязать администрацию последних строжайшим образом соблюдать все правила профилактики и лечения рыб и не допускать вывоза рыб без предварительной соответствующей обработки.

5. Усилить санитарный контроль над прудовыми хозяйствами и поставить перед Министерством рыбной промышленности СССР вопрос о

категорическом выполнении всех имеющихся правил профилактики и лечения рыб.

6. Рекомендовать при проведении научно-исследовательских работ по ихтиопаразитологии применение единой методики, разработанной в лабораториях Зоологического института Академии Наук СССР и ВНИОРХ, обращая при этом внимание на все группы паразитов, в том числе простейших кожи, крови и кишечника и моногенетических сосальщиков, а также на возбудителей различных инфекционных заболеваний иной природы.

7. Просить Лабораторию болезней рыб ВНИОРХ и Кафедру болезней рыб Мосрыбвтуза принять все зависящие от них меры для реализации постановления настоящего совещания.

Кадры

Просить Минрыбпром СССР и Главрыбвод СССР:

1) учредить санитарную ихтиопаразитологическую инспекцию на местах основных рыбопромысловых и рыбоводных работ и

2) организовать через ВНИОРХ и Главрыбвод курсы ихтиопатологов для системы Главрыбвода.

Коллектив советских паразитологов не должен успокаиваться на достигнутом. Необходимо приложить все усилия для дальнейшего расцвета науки Сталинской эпохи.

296

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 4

О ВЛИЯНИИ АГРОКУЛЬТУРНЫХ ПРИЕМОВ НА ПОПУЛЯЦИЮ КЛЕЩЕЙ HYALOMMA MARGINATUM MARGINATUM KOCH. В РАЙОНАХ ПОЛЕЗАЩИТНЫХ НАСАЖДЕНИЙ

С. П. ПИОНТКОВСКАЯ

Отдел паразитологии и медицинской зоологии (зав.— акад. Е. Н. Павловский) Института эпидемиологии и микробиологии им. почетного академика Н. Ф. Гамалея (директор — В. Д. Тимаков) АМН СССР

Культурное освоение степи с преобразованием не только ее геоботанического облика, но и ландшафта вследствие внедрения передовых приемов агробиологической науки должно повлечь за собой существенные изменения в биоценозах, заселяющих степь. Новые условия среды обитания должны вызвать качественные изменения в жизни сообществ в целом и входящих в них компонентов. В составе последних существенное значение для здравоохранения имеют обитающие в степи переносчики и резерванты возбудителей трансмиссивных болезней и их естественные хозяева. В частности, привлекают внимание вопросы жизнедеятельности переносчиков эндемических клещевых заболеваний (геморрагическая лихорадка, риккетсиозы) в районах, уже подвергнутых и подлежащих коренному преобразованию на основе внедрения передовых приемов агротехники.

В этом направлении представляют большой интерес исследования Федюшина [6] в лесостепном районе Омской области. Им изучалось влияние системы травосеяния на популяции клещей Dermacentor pictus Herm., Dermacentor marginatus Sulz., известных в качестве переносчиков (D. pictus) омской геморрагической лихорадки (Чумаков [7]) и клещевого риккетсиоза на Алтае (Кулагин, Алфеев, Коршунова [2]).

Проводя двухлетние наблюдения над численностью клещей на целинных и сеяных пастбищах, Федюшин установил, что введение лугопастбищных и кормовых севооборотов способствует значительному уменьшению численности клещей и их естественных хозяев. Это происходит не только в силу механического воздействия на залегающие в почве сытые стадии клещей: периодическая перепашка участков существенно изменяет микроклимат новых биотопов, что неблагоприятно отражается на зимовке клещей; при этом сеяные пастбища даже к исходу срока их хозяйственного использования (5 лет) не утрачивают своего полезного действия в смысле содержания меньшего запаса клещей по сравнению с пастбищами естественными.

Имеются также данные для юга Украины (Иваненко [1]), указывающие на изменение качественного и количественного состава млекопитающих и птиц в зависимости от хозяйственного использования участков. Большего разнообразия и численности достигают виды на заповедных залежах, на выпасах, на залежах 7—8-летнего возраста, по сравнению с участками, занятыми зерновыми культурами.

Некоторые ориентировочные материалы о влиянии агрокультурных мероприятий получены нами в отношении клеща Hyalomma marginatum marginatum Koch. (переносчика крымской геморрагической лихорадки),

обитающего в степной зоне Краснодарского края. Наблюдения проводились в июле, в пунктах двух смежных районов северной части Краснодарского края. Хозяйство, являющееся местом стационарных работ, площадью свыше 19 000 га, имеет мощную сеть лесозащитных насаждений, в возрасте 13—15 лет. Густые лесополосы с сомкнутой кроной, лишенные травяного покрова, шириной свыше 6 м, окаймляют каждый участок. В их составе имеются: клен, ясень, тополь, узколистный лох, акации, алыча, абрикос, шелковица, гледичия, айлант. Все межполосное пространство занято сельскохозяйственными, преимущественно зерновыми культурами, при полном отсутствии многолетних и тем более естественных залежей и постоянных пастбищ. В качестве последних используются участки, занятые культурой в предшествующем году, и посевы кормовых трав после их покоса, с дальнейшим перегоном скота на жнивье вслед за уборкой урожая.

При обследовании 143 голов коров в четырех пунктах этого хозяйства и в пяти прилегающих к нему колхозах (где слабее развиты лесонасаждения) обратил на себя внимание факт низкого клещеносительства H. m. marginatum — типичного представителя фауны иксодовых клещей для этой зоны. Покровы обследованных животных не имели старых следов паразитирования клещей, которые обычно долго сохраняются на теле в виде затвердевших струпьев и свидетельствуют о массовом кровососании в сезон наибольшей активности половозрелых форм (май, июнь).

Период обследования совпал с календарным сроком питания молодых фаз развития H. m. marginatum. В числе хозяев личинок и нимф этого двухозяинного вида известны заяц и птицы (гнездящиеся на поверхности почвы и питающиеся в травянистом покрове), включая и домашних (Пионтковская [4]). По наблюдениям зоолога отряда А. Т. Войлочникова, заяц-русак был весьма малочислен. За 13 экскурсионных дней, при маршрутах по 20—25 км, было 10 встреч с этим зверьком; во время одной из них был убит самец, свободный от клещей. Приведенные ориентировочные данные о низкой численности зайцев подтвердились сведениями, полученными от Управления охотничьего хозяйства края и заготовительных органов. Они указывали на оттеснение зайца сплошной распашкой к предгорью.

При одновременном обследовании 71 птицы (18 видов) клещей обнаружено не было, даже среди обитателей сухих, открытых стаций, столь характерных для личинок H. m. marginatum степной зоны. В числе птиц было 30 особей пяти видов, типичных для степного ландшафта: полевой, степной, серый жаворонки, черноголовые овсянка и чекан. 11 видов птиц, в количестве 37 особей, были специфичны для лесных формаций: жулан, серый, чернолобый сорокопуты, три вида овсянок (садовая, серая, черноголовая), серая славка, горлица, перепел, удод, полевой воробей. Остальные два вида были свойственны стациям степных водоемов: лунь луговой, выпь малая; из которых на последней были обнаружены клещи-краснотелки.

Для сопоставления полученных данных обследовались три пункта в смежном степном районе (на расстоянии 90—100 км от исходных пунктов), который отличался наличием местами многолетних залежей; одна из них (площадью около 450 га) граничила с 20-летней лесной посадкой шириной в 50 м и протяженностью на 300 м. Эта залежь в течение многих лет используется в качестве пастбища, на котором с весны выпасается многочисленный скот. Другие обследованные пункты имели небольшие залежи у дорог, где также выпасался скот. Хозяйственные лесонасаждения в этом районе развиты значительно слабее. Многие из них весьма разрежены и часто содержат на всем протяжении элементы степной флоры (в той или иной степени развитый травяной покров из диких злаков).

При обследовании 90 голов коров в местах выпаса трех пунктов было обнаружено вдвое больше клещей H. m. marginatum, чем в предыдущем районе. Одновременно было отстрелено шесть видов птиц: жаворонки (полевой, степной, серый), сорокопут серый, полевой воробей, болотная овсянка — всего 21 особь. Среди жаворонков были носители нимф H. m. marginatum с численностью до 45 экземпляров на одной птице (см. таблицу).

Численность H. m. marginatum

Районы	Число обследованных пунктов	Колич. обследов. коров		Средняя численность клещей на коровах	Колич. обследов. птиц, обитателей						Численность клещей на птицах	
					степи		лесных формаций		других стаций			
		всего	из них клещеносителей в %		всего	из них клещеносителей в %	всего	из них клещеносителей в %	всего	из них клещеносителей в %	максимальная	средняя
Тихорецкий	9	137	33,5	1,2	30	0	37	0	4	0	—	—
Кущевский	3	90	61,1	1,4	11	27,3	9	0	1	0	45	20

Результаты ориентировочных обследований пунктов в двух смежных районах степной зоны края, отличающихся агрокультурными приемами обработки, показали количественную разницу в численности на скоте и на птицах половозрелых и молодых фаз развития клеща H. m. marginatum. Надо полагать, что в сезон массовой активности взрослых форм указанное различие скажется резче, что требует специальных наблюдений более длительного и стационарного характера.

Объяснение этому факту, повидимому, надо искать во влиянии деятельности человека, изменяющего экологическую обстановку степных биоценозов. В условиях хозяйства с укоренившимися приемами передовой агротехники разобщается связь эктопаразита с его хозяевами, в том числе и со скотом.

В связи со сменой выпасов скот в течение пастбищного сезона неоднократно перегоняется с участка на участок, которые вслед за этим подвергаются глубокой перепашке. При этих условиях исключается возможность большой концентрации питавшихся на скоте сытых самок, залегающих в почве, так же как и сытых нимф, отпавших с диких животных. При перепашке участков такие клещи могут подвергаться неблагоприятным внешним механическим и микроклиматическим воздействиям, нападению хищников, ограничению встреч с хозяевами и др.

Проектируемый в этих районах перевод скота на стойловое содержание усилит разрыв клещей с источником питания. Если и определится возможность развития клещей в какой-то мере внутри скотного двора (для H. m. marginatum — при наличии домашних и синантропных птиц), борьба с ними будет облегчена локализацией хозяев-клещеносителей на ограниченной территории.

Формирование лесозащитных хозяйственных насаждений в обследованных районах распространения H. m. marginatum не должно способствовать заметному увеличению клещевого населения по ряду соображений. Несомненен факт количественного снижения, в прошлом многочисленного для этих мест, зайца-русака, экологически связанного с целинными землями и многолетними залежами. Сравнительно узкие лесопосадки с небольшими окраинами, с отсутствием травяного покрова внутри полос не являются биотопами, благоприятными для массового

расселения зверьков при наличии непосредственной границы лесных посадок с культурными участками.

Для питания молодых фаз H. m. marginatum имеют значение и птицы, гнездящиеся на земле и питающиеся в травянистой растительности. В этих условиях они могут контактировать с голодными личинками, развивающимися из кладок яиц, находящихся в расщелинах почвы, у корней растений и других местах. По мере формирования полос, разрастания кроны деревьев и при отсутствии травяного яруса в них виды птиц, свойственные степному ландшафту, должны вытесняться из глубины посадок на их окраины; взамен их появятся представители лесных формаций, гнездящихся на кустарниках и деревьях (Спангенберг [5]); контакт с ними личинок H. m. marginatum не может быть регулярным. Помимо этого, отсутствие в хозяйствах естественных или заброшенных участков (залежи, межи) с разнообразием растительного корма, а также наличие непосредственной границы лесопосадок с монокультурами должны также лимитировать питание и расселение видов животных и птиц, обитающих в открытых стациях степного ландшафта.

На данном этапе формирования искусственных полос в образцовом хозяйстве установленная численность H. m. marginatum в межполосном пространстве (на скоте, на птицах) дает возможность вполне благоприятного прогноза в смысле ограниченной жизнедеятельности этого вида клеща.

Литература

1. Иваненко И. Д., К вопросу об изменении в животном населении степи под влиянием агрокультуры, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 5, 1938.— 2. Кулагин С. М., Алфеев Н. И. и Коршунова О. С., Обнаруженный очаг клещевого сыпного тифа в Алтайском крае, Новости медицины, вып. V, 1947.— 3. Павловский Е. Н., Научная помощь зоологов и паразитологов в устройстве полезащитных полос, Зоологический журнал, т. XXVIII, вып. 2, 1949.— 4. Пионтковская С. П., Материалы по биологии и экологии клеща H. m. marginatum Koch. в сев.-зап. очаге крымской геморрагической лихорадки, Новости медицины, вып. V, 1947.— 5. Спангенберг Е. В., Птицы полезащитных насаждений, 1949.— 6. Федюшин А. В., Роль травопольной системы земледелия в борьбе с пастбищными клещами, клещевыми болезнями человека и с.-х. животных, Зоологический журнал, т. XXVIII, вып. 6, 1949.— 7. Чумаков М. П., Четвертая научная сессия Ин-та неврологии АМН СССР, тезисы докладов, 1949.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 4

ВРЕДНАЯ ЧЕРЕПАШКА EURYGASTER INTEGRICEPS PUT. В УСЛОВИЯХ ЛЕСОПОЛОСНОГО ЗЕМЛЕДЕЛИЯ

А. Г. ТРЕМЛЬ

Украинский научно-исследовательский институт агролесомелиорации и лесного хозяйства

Претворение в жизнь Сталинского плана преобразования природы вызовет глубокую перестройку существующих степных биоценозов.

Понимание специфики создающегося лесополевого биоценоза позволит активно и сознательно воздействовать на его формирование и предотвратить возможность активизации отдельных видов сельскохозяйственных вредителей, могущих снизить положительный эффект полезащитного лесоразведения. Вредная черепашка, как вредитель полевых культур, тесно связанный с лесными насаждениями, представляет в условиях лесополосного земледелия особый интерес.

Для степной зоны УССР характерна очаговость вспышек массового размножения вредной черепашки. Основные очаги создаются вокруг лесных массивов определенного типа, например Владимировского, Рацинского (Николаевская область), Велико-Анадольского (Сталинская область).

В 1948 г., на посевах, примыкающих к Владимировскому и Рацинскому лесным массивам, наблюдалось массовое размножение вредной черепашки и заметные повреждения ею озимой пшеницы. В этот же период на посевах, удаленных от лесного массива на 10—15 км, были встречены лишь единичные экземпляры черепашки. В районах области, наиболее богатых полезащитными лесными полосами, но лишенных лесных массивов, черепашка также отсутствовала.

Маршрутное обследование посевов озимой пшеницы, проведенное 1—4 июня 1948 г., показало, что при массовом заражении черепашкой полей у лесного массива, на посевах в открытой степи и посевах, окруженных лесополосами, наблюдались лишь единичные экземпляры нимф и клопов. Подобное явление было отмечено и при вспышках массового размножения черепашки в прошлые годы.

Очаговому распределению черепашки соответствуют и размеры поврежденности ею зерна. Поврежденность зерна озимой пшеницы в пределах одного участка посева, примыкающего к лесному массиву, характеризуют показатели табл. 1.

Таблица 1

Расстояние от леса в м	10	180	350	530	700
Процент зерен, поврежденных черепашкой	36,7	33,7	23,5	17,8	14,5

В период уборки в районе Владимировской опытной станции по ряду хозяйств были проведены анализы зерна озимой пшеницы с посевов у лесного массива и расположенных на различном расстоянии от него, но окруженных полноценными лесными полосами (8—12-рядные,

смешанного состава, возраст 10—15 лет). Результаты анализов приведены в табл. 2.

Таблица 2

Удаленность посева от лесного массива в км	Процент зерен, поврежденных черепашкой
у массива	37,6
0,35	14,8
1,0	3,9
1,2	7,8
3,0	2,1
3,5	2,6
6,0	1,8
8,0	1,6

Приведенные данные указывают на резкое снижение поврежденности черепашкой зерна по мере удаления от лесного массива.

Накопление черепашки у лесных массивов объясняется следующими моментами. В послеуборочный период клопы мигрируют с посевов, избегая перегрева и связанной с ним потери влаги. В Средней Азии вредная черепашка перелетает в горы, что в степных условиях соответствует миграции в лесонасаждения определенного характера с «более прохладным» микроклиматом.

В начальный период миграции клопов можно наблюдать в насаждениях всех видов. В течение июля — августа клопы постепенно концентрируются в наиболее подходящих для них зимних лежбищах. Клопы, перелетевшие в молодые порослевые насаждения, вскоре их покидают, так как в жаркие дни температура здесь выше, чем в поле. Не залегают клопы в гледичиевых и белоакациевых насаждениях, как изреженных, так и сомкнутых, с сплошным задернением и при наличии мертвого покрова. Сомкнутых полновозрастных насаждений широколиственных пород с густым подлеском и мощной подстилкой черепашки также избегают.

Основные очаги залегания клопов — это взрослые насаждения лиственных пород, особенно дуба, невысокой полноты (0,5—0,7)), без подлеска, с не толстой, но выраженной подстилкой, с легким «ажурным» задернением. В таких местах клопы залегают в наибольшем количестве. Так, в квартале 72 Владимировского массива плотность залегания клопов в подстилке с легким задернением составляла в среднем 12,5 шт. на 1 м², при 5,1 шт. на площадках с чистой подстилкой и полном отсутствии клопов на куртинах сплошного задернения.

Плотность залегания черепашки в лесополосах также в значительной мере определяется их конструкцией. Так, например, в полосе № 8 осенью 1947 г. на участке взрослого насаждения с редким подлеском и легким задернением плотность залегания клопов составляла 16,3 шт. на 1 м², при 7,1 шт. в смежном отрезке полосы — молодом, загущенном, порослевом насаждении с мощной подстилкой.

Наиболее часто черепашка залегает в полосах продуваемой конструкции без подлеска, так как здесь для клопов в послеуборочный период создаются наиболее благоприятные микроклиматические условия. В то же время незначительная толщина снежного покрова в продуваемых полосах способствует вымерзанию зимующих здесь клопов (табл. 3).

Таблица 3

Конструкция полосы	Количество живых клопов на 1 м²		Процент гибели клопов
	осенью 1947 г.	весной 1948 г.	
Продуваемая	12,4	3,5	72
Непродуваемая	9,7	5,6	42

В лесном массиве за эту зиму гибель клопов не превышала 10—15%. Как правило, смертность клопов в зимний период в лесных полосах выше, чем в массивных насаждениях, достигая максимума в полосах продуваемой конструкции.

Осеннее обследование 1948 г. Владимировского лесного массива и полезащитных полос показало, что выбор черепашкой мест зимовки всецело определяется характером насаждений, а не близостью их к посевам. Так, в молодых порослевых и белоакациевых насаждениях, примыкавших к зараженным черепашкой посевам, залегали единичные клопы. Основная масса черепашки залегла на зимовку в дубовых изреженных насаждениях, находившихся в глубине лесного массива, на расстоянии 2—4 км от ближайших посевов зерновых.

Таким образом, черепашка при осенней миграции проявляет в отношении мест зимовки ярко выраженную избирательную способность.

Совершенно иначе протекает весенняя миграция. Пробудившиеся клопы, покидая зимние лежбища, оседают на ближайших посевах озимой пшеницы. Концентрируясь осенью с огромной площади окружающих лесные массивы степных пространств, черепашка распределяется весною на прилегающих к насаждениям посевах, т. е. на значительно меньшей, чем при осенней миграции, площади.

Как показали наблюдения, в чисто степных районах клопы частично зимуют в зарослях сорняков, под скоплениями растительных остатков и т. п., но эти резервации могут иметь значение лишь в годы максимального подъема численности черепашки.

Соотношение площади лесных полос, особенно узких, и площади межполосных полей таково, что значительное заражение посевов может иметь место лишь при высокой, обычно не наблюдаемой в лесополосах, плотности залегания клопов.

Распределение вредной черепашки на межполосных полях иллюстрирует табл. 4, где указаны плотность яйцекладки, численность нимф и клопов и поврежденность зерна в различных зонах межполосных посевов озимой пшеницы Владимировской опытной станции в 1948 г.

Таблица 4

Показатель	Дата учета	Конструкция лесной полосы (восточной)	Зоны поля и удаленность от полосы в м: восточная, 20 м	промежуточная, 85 м	центральная, 170 м	промежуточная, 85 м	западная, 20 м	В среднем по межполосному полю
Количество кладок яиц на 1 м²			5,1	6,4	3,3	3,8	3,3	4,4
Количество нимф и клопов на 50 взмахов сачка	7.VI	Продуваемая	95	187	159	180	206	165
		Непродуваемая	257	157	116	145	136	162
	21.VI	Продуваемая	795	—	818	—	854	815
		Непродуваемая	718	—	864	—	736	789
Поврежденность зерна в %		Продуваемая	38,5	37,5	38.3	38,0	25,3	35,5
		Непродуваемая	44,3	37,3	36,2	36,2	34,2	37,6

Приведенные в табл. 4 данные показывают, что черепашка распределяется по межполосным полям в общем довольно равномерно. Несколько выше плотность ее в восточной зоне поля, более защищенной от господствующих ветров. Учеты, проведенные на одном и том же

Таблица 5

Дата учета	Количество нимф и клопов на 50 двойных взмахов сачка				
	Восточная зона, 20 м	Промежуточная, 85 м	Центральная, 170 м	Промежуточная, 85 м	Западная, 20 м
3.VI	174	176	128	135	162
23.VI	140	136	152	213	375

участке в различные сроки, показали, что с течением времени происходит перераспределение черепашки (табл. 5).

Возможно, что перераспределение черепашки связано с миграциями нимф, выявленными при наблюдениях за суточной динамикой вредной

Таблица 6

Показатель	Время наблюдения		
	6 ч. 30 мин.	13 ч. 30 мин.	20 ч. 30 мин.
Температура воздуха в ярусе колосьев (в тени) . .	19,2	26,4	19,4
Температура на поверхности почвы в тени	20,2	31,8	20,4
Температура на поверхности почвы на солнце . .	—	40,2	—
Местонахождение черепашки	на колосьях	на поверхности почвы	на колосьях

черепашки. Отдельные показатели наблюдений приведены в табл. 6.

В утренние и вечерние часы температура воздуха в отдельных ярусах мало различалась. В полуденное время температура на поверхности почвы была значительно выше, чем в ярусе колосьев. Нимфы, находящиеся утром на колосьях, затем постепенно перемещаются в нижние ярусы травостоя и на поверхность почвы. К вечеру, по мере того как нижние ярусы травостоя погружаются в тень, нимфы начинают вползать на растения и к закату солнца вновь скопляются на колосьях, где и остаются до утра.

Таким образом, в условиях проводившихся наблюдений, более характерных для северных районов ареала распространения черепашки, ход вертикальной суточной миграции определяется реакцией черепашки на температурные условия и прямое солнечное освещение.

Наряду с вертикальной миграцией наблюдалась и закономерная горизонтальная миграция в дневные часы. Горизонтальная миграция проявляется исключительно при прямом солнечном освещении в период нахождения нимф на поверхности почвы. Интенсивность ее возрастает с повышением температуры. Если солнце скрывается за облаками, горизонтальная миграция тотчас прекращается, так как нимфы поднимаются на растения. В течение всего дня нимфы ползут в южном направлении с некоторой поправкой на положение солнца, т. е. отклоняясь в предполуденные часы на юго-восток, а пополудни — на юго-запад. Пространственные масштабы горизонтальной миграции невелики, но суммарный результат ее приводит, возможно, к наблюдавшимся перераспределениям черепашки на посевах.

Влияние полезащитных лесных полос на микроклимат межполосных полей и наблюдаемая микроклиматическая зональность последних в значительной мере отражаются на темпах развития вредной черепашки. Так, в 1948 г. отрождение нимф началось в открытой степи 18.V, а на

межполосных посевах 22.V, т. е. с запозданием на 4 дня. Ход дальнейшего развития нимф представлен в табл. 7.

Таблица 7

Дата	Процентное соотношение возрастов											
	в открытой степи						на межполосном поле					
	Нимфы по возрастам					Клопы	Нимфы по возрастам					Клопы
	I	II	III	IV	V		I	II	III	IV	V	
26.V	21,0	79,0	—	—	—	—	64,7	35,3	—	—	—	—
31.V	11,8	67,6	20,6	—	—	—	11,0	74,5	14,5	—	—	—
7.VI	1,2	23,0	43,5	31,6	0,7	—	3,2	38,0	49,9	8,0	0,9	—
14.VI	—	—	2,3	32,6	65,1	—	—	0,2	5,9	47,0	46,9	—
18.VI	—	—	—	6,5	93,5	—	—	0,1	0,9	14,9	84,1	—
24.VI	—	—	—	—	8,3	91,7	—	—	—	—	29,6	70,4

На межполосных полях нимфы несколько запаздывают в развитии по сравнению с открытой степью. Так, при первом учете на межполосном поле преобладали нимфы первого возраста, а в открытой степи — второго. 18.VI на межполосном посеве еще наблюдались нимфы второго возраста, тогда как в открытой степи нимф моложе четвертого возраста не было.

В пределах межполосного поля темпы развития вредной черепашки также неодинаковы, о чем свидетельствуют данные, приводимые в табл. 8.

Таблица 8

Зона поля	Процентное соотношение возрастов								
	18—19.VI.1948					21.VI.1948			
	Нимфы по возрастам			Клопы	Средневозрастной показатель	Нимфы по возрастам		Клопы	Средневозрастной показатель
	III	IV	V			IV	V		
Поле за продуваемой полосой									
Восточная	1,2	23,3	70,2	5,3	4,80	2,4	72,7	24,9	5,23
Центральная	0,4	6,2	85,8	7,6	5,01	0,6	47,5	51,9	5,51
Западная	—	8,0	86,5	5,5	4,98	0,4	51,9	47,7	5,37
Поле за непродуваемой полосой									
Восточная	5,3	37,2	56,8	0,7	4,53	0,7	66,5	32,8	5,32
Центральная	—	11,2	86,0	2,8	4,92	0,4	49,9	49,7	5,49
Западная	0,1	6,4	92,1	1,4	4,95	0,4	51,0	48,6	5,53

В восточной зоне межполосного поля развитие нимф, по сравнению с западной и центральной зонами, значительно запаздывает. При защитной полосе продуваемого типа развитие нимф протекает наиболее интенсивно в центральной зоне поля, при непродуваемой полосе — в западной зоне.

При наличии полезащитных лесных полос создаются благоприятные условия для развития паразитов вредной черепашки. Для иллюстрации приведем данные Владимировской опытной станции по зараженности яиц вредной черепашки теленомусами в период с 13 по 24 мая 1948 г. (начальный период яйцекладки) (табл. 9).

Таблица 9

Место взятия проб	Колич. яиц в учете	Процентное соотношение яиц		
		развившихся, отродились нимфы	зараженных паразитами	не развившихся
Посев в открытой степи	526	97,9	1,9	0,2
Межполосный посев	665	81,8	16,1	2,1

За весь период яйцекладки теленомусы уничтожили на межполосных полях 35,1% отложенных черепашкой яйц.

В полосах теленомусы находят приют в период зимовки и защиту от сильных ветров в летнее время. Цветущая травянистая растительность по опушкам полос дает пищу теленомусам. На межполосных полях, особенно при наличии посевов многолетних трав, богаче видовой состав клопов-пентатомид, в яйца которых теленомусы, при отсутствии черепашки, откладывают свои яйца.

Выводы

1. Для степной зоны УССР основную роль в создании очагов массового размножения вредной черепашки играют лесные массивы определенного характера.

2. В массивных лесонасаждениях необходимо создавать сомкнутый древостой и густой почвозащитный подлесок.

3. Рекомендуемый тип полезащитных лесных полос — неширокие, продуваемой конструкции, с невысоким, но густым подлеском,— наиболее рационален и для предотвращения накопления черепашки.

4. Микроклиматические условия межполосных полей обусловливают удлинение инкубационного периода развития яиц и замедление развития нимф вредной черепашки по сравнению с развитием черепашки на посевах в открытой степи. Наиболее замедлены темпы развития нимф в восточной зоне межполосного поля.

5. Полезащитные лесные полосы, особенно в сочетании с посевами многолетних трав, способствуют обогащению биоценоза, а следовательно, и активизации хищников и паразитов черепашки.

Литература

1. Вредная черепашка — Eurygaster integriceps Put., Сборник, изд. АН СССР, 1947.— 2. Смалько Я. А., Вплив полезахисних лісових смуг на мікроклімат, Сільскіе господарство України, № 7, Киев, 1949.— 3. Тремль. А. Г., Мигрирующие вредители в лесополосном хозяйстве и борьба с ними, Научный отчет УНИАЛХ за 1947 г., Сельхозгиз УССР, Киев — Харьков, 1949.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 4

К ВОПРОСУ ОБ ОРГАНИЗМЕННОЙ ИНТЕГРАЦИИ КОЛОНИАЛЬНЫХ ГИДРОИДОВ

(Опыты с Obelia longissima и Laeomedea flexuosa)

Г. Ф. КОРСАКОВА

Кафедра эмбриологии Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова

Введение

Не может быть сомнения в том, что большинству колоний в какой-то мере присуща организменная интеграция. Об этом свидетельствуют их морфологические признаки, выражающиеся в закономерной форме колоний. Последняя является результатом онтогенеза колонии как организменной индивидуальности, т. е. ее роста и дифференциации. Уже эта чисто морфологическая сторона проблемы о колониях, как организмах, изучена очень слабо. Однако совершенно ясно, что организменность присуща разным колониям в различной степени, и это делает колонии объектом исключительного интереса для вопроса об эволюции органической индивидуальности и ее природе.

Для решения вопроса о том, насколько та или иная колония, взятая в целом, представляет собою организм, особо важна физиологическая сторона вопроса, до сего времени почти вовсе не затронутая исследователями. Физиологическими критериями целостности колоний могли бы служить весьма многие проявления их жизнедеятельности. Наиболее методически простыми, но в то же время чрезвычайно существенными являются два критерия: наличие физиологических градиентов чувствительности и регулятивная деятельность в колониях, как целых организмах.

Эти критерии были использованы при изучении организменной интеграции у гидроидов Чайльдом (Child [10]) и др., а также у колониальной мшанки Cristatella Светловым [3]. Ближайшее рассмотрение вопроса об организменной интеграции у колоний гидроидов показало, что вопрос этот нуждается в дальнейших экспериментальных исследованиях. Чайльд на основании данных, полученных им при действии повреждающих факторов, пришел к выводу о существовании в колониях гидроидов апико-базального градиента физиологической активности. Однако в выводах он вскользь указывает, что у колоний с разным типом ветвления наблюдаются какие-то различия в физиологической активности. Но этот вопрос остался открытым, так как им больше никто не занимался.

Результаты изучения физиологического градиента у колониальных гидроидов электрометрическим методом довольно противоречивы. Большинство авторов указывает на существование апико-базального градиента разности электрических потенциалов у гидроидов (Лунд, Lund [16] и др.). Однако Лунд получил в стволе Obelia двойной градиент разности электрических потенциалов: медио-апикальный и медио-базальный. Барт (Barth [6, 7]) указывает, что у различных видов гидроидов наблюдается различное распределение потенциалов в отношении морфологической оси.

Что касается регенерации гидроидов, то этот вопрос имеет довольно обширную литературу. Однако в регенерации колоний, как целых организмов, данных не много и они очень противоречивы.

Гаст и Годлевский (Gast und Godlewski [14]) изучали скорость регенерации у Pennaria cavolini. Они обрезали все гидранты колонии и обнаружили различия в скорости регенерации и в величине гидрантов в разных частях колонии. Крупнее и быстрее развиваются гидранты в дистальной части колонии; наоборот, проксимальные гидранты либо недоразвиваются, либо вовсе не образуются.

Гольдфарб (Goldfarb [15]) у Eudendrium ramosum и Владимирский [1] у Cordylophora lacustris, используя методику Гаста и Годлевского, также получили апико-базальный градиент скорости регенерации гидрантов. Но при удалении гидрантов с ветви, изолированной от основного ствола колонии Eudendrium ramosum, Гольдфарб получил обратный, т. е. бази-апикальный градиент скорости регенерации гидрантов. Особенно интересны для нас опыты по изоляции участков ствола колонии из разных ее частей. Дэвенпорт (Davenport [13]), Бийар (Billard [8]), Лунд [16]) у Obelia и Владимирский у Cordylophora lacustris описывают апико-базальный градиент скорости регенерации в участках ствола, вырезанных из различных уровней колонии. Пибле (Peebles [17]) указывает на полное отсутствие градиента в скорости регенерации участков ценосарка у Hydractinia, а у Pennaria tiarella ею получены медио-базальный и медио-апикальный градиенты скорости регенерации междоузлий из разных уровней колонии. (Количественных данных об этих градиентах автор не приводит).

Важным критерием для оценки организменной интеграции может служить степень стойкости полярности в колонии и закономерный ход изменения этой стойкости вдоль по оси колонии. Относительно явлений полярности у гидроидов в литературе имеются не менее противоречивые сведения. По указаниям Альмана (Allman [5]) и Бийара [9] в стволе Tubularia полярность выражена очень стойко. На оральном конце в отрезках ствола Tubularia всегда образуется гидрант, а на аборальном — столон. Но Чайльд [10] получил гетероморфозы у Tubularia при условии достаточного удаления аборальной поверхности разреза от гидранта. С удалением от гидранта стойкость полярности в стволе падает, и на определенном расстоянии от него (несколько сантиметров) при разрезе ствола создаются условия, достаточные для физиологической изоляции, в силу чего возникает гетероморфоз с инверсией полярности.

Пибле отмечает, что у Podocoryne полярность стойко выражена только на оральном конце отрезка ствола, а на аборальном гидранты и столоны могут развиваться с одинаковой легкостью. Гаст и Годлевский у Pennaria cavolini, Бийар [8] у Campanulariidae, Гольдфарб у Eudendrium ramosum, Владимирский у Cordylophora lacustris описывают нестойкую полярность, выражающуюся в чрезвычайной легкости получения гетероморфных регенератов.

Противоречия в литературных данных по вопросу об интеграции колониальных гидроидов, повидимому, происходят в значительной мере от того, что авторы, работая с разными представителями Hydrozoa, не учитывали при постановке опытов тип роста колоний. По всей вероятности, последний оказывает влияние на характер взаимоотношения их частей.

Нами были предприняты опыты по изучению организменной интеграции Obelia longissima и Laeomedea flexuosa. Оба вида обладают одним и тем же (симподиальным) типом ветвления.

Материал и метод

Эксперименты с Ob. longissima были произведены на Гридинской биологической станции в июле и августе 1947 г. Колонии этого гидроида встречаются в большом количестве на зарослях Zostera и на подводных предметах в Белом море. L. flexuosa — обычный обитатель литорали Баренцова моря. Опыты с этим гидроидом производились на Мурманской биологической станции летом 1948 г.

L. flexuosa обладает большей выносливостью, чем Ob. longissima, что связано с адаптацией ее к неблагоприятным условиям отливов.

Для изучения физиологического градиента путем дифференциальной чувствительности применялось воздействие этилового спирта крепостью от 2,5 до 10° и раствора сулемы на морской воде $\frac{m}{60\,000}$ для L. flexuosa и $\frac{m}{100\,000}$ для Ob. longissima. Параллельно были поставлены опыты по изучению скорости морфогенетических процессов, происходящих при регенерации в разных частях колоний. С этой целью было поставлено три серии опытов: 1) изучение скорости регенерации в участках ствола Ob. longissima, вырезанных из различных уровней колоний; 2) изучение скорости регенерации основного ствола Ob. longissima при удалении его на различных уровнях; 3) изучение способности к регенерации гидрантов в разных уровнях колонии после их удаления с ветвей и основного ствола у L. flexuosa. Методика проведения опыта будет описана в соответствующих местах работы.

I. Градиент дифференциальной чувствительности колоний с симподиальным типом роста

Только что собранные колонии Ob. longissima длиной 3—4 см помещались в спирты от 2,5 до 10°. Наблюдения за всеми изменениями, происходящими в колонии, производились через каждые 20 минут. При действии всех вышеуказанных концентраций спирта в колониях наблюдалась одинаковая реакция. Щупальца всех гидрантов очень сильно вы-

тягивались, подвижность их уменьшалась, но они сохраняли способность к сокращению при прикосновении к ним или при сотрясении сосуда. В расправленном состоянии все гидранты находились довольно продолжительное время, затем в отдельных гидрантах щупальца сильно сокращались и втягивались в гидротеку. После этого в дистальных концах щупалец начинался распад, который постепенно распространялся в проксимальном направлении на все тело гидранта. Таким образом, в каждом гидранте колонии Ob. longissima под действием спирта обнаруживается апико-базальный градиент чувствительности, многократно наблюдавшийся в теле Hydra, Corymorpha и отдельных гидрантах колониальных форм (Tubularia, Obelia, Bougainvillea, Pennaria и др.) и описанный Чайльдом, Стрелиным и другими авторами.

Рис. 1. Стадии распада гидрантов
а — I стадия, *б* — II стадия, *в* — III стадия

При сравнении чувствительности к повреждению разных гидрантов одной и той же колонии наблюдаются совершенно иные отношения. Для учета скорости распада гидрантов в разных участках колонии были установлены три стадии их дезинтеграции, время наступления которых отмечалось для каждого гидранта колонии.

I стадия — щупальца втянуты в гидротеку. Распад захватил только их концы (рис. 1, *а*).

II стадия — щупальца почти полностью распались. Дезинтеграция уже захватила и тело гидранта, принявшее менее четкие контуры. Внутри него заметно передвижение распавшихся частиц (рис. 1, *б*).

III стадия — гидрант полностью дезинтегрирован. Почти все продукты распада увлечены в полость ценосарка ножки гидранта и ствола колонии (рис. 1, *в*).

Чтобы сопоставить скорость распада гидрантов в разных частях колонии, определялись сроки наступления I, II и III стадии дезинтеграции для базального, среднего и апикального гидрантов в основном стволе колонии и для проксимального, среднего и дистального гидрантов боковых ветвей. Ветви нумеровались снизу вверх. Все данные для каждой концентрации спирта суммировались и вычислялась средняя скорость дезинтеграции гидрантов.

Дезинтеграция всегда начиналась в базальных гидрантах основного ствола и в проксимальных гидрантах боковых ветвей. В дальнейшем она постепенно распространялась в апикальном направлении как в основном стволе, так и в боковых ветвях колонии. Таким образом, при

действии спиртов 2,5—10° в колониях был обнаружен бази-апикальный градиент наступления I стадии распада.

Таблица 1

Скорость наступления I стадии дезинтеграции различных гидрантов нижних ветвей колонии Obelia longissima при действии разных концентраций спирта

Концентрация спирта в °	Число исследованных колоний	Скорость наступления I стадии распада от начала опыта в часах		
		проксимальный гидрант	средний гидрант	дистальный гидрант
2,5	6	6,00	12,75	17,51
5,0	5	3,66	6,25	10,60
7,5	6	3,99	5,29	10,22
10,0	4	1,10	2,40	4,50

Наступление I стадии распада в проксимальных гидрантах, как видно из табл. 1, по мере повышения концентрации спирта ускоряется.

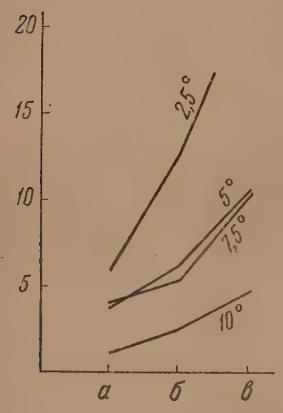

Рис. 2. Градиент скорости наступления I стадии распада в нижних ветвях в колонии Obelia longissima в спиртах различной концентрации

На оси ординат отложено время, на оси абсцисс — три точки, соответствующие проксимальному (*а*), среднему (*б*) и дистальному (*в*) гидрантам

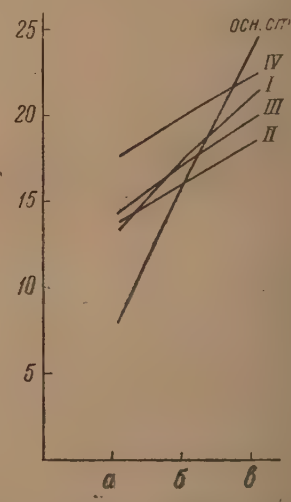

Рис. 3. Градиент скорости наступления II стадии распада в разных частях колонии Obelia longissima в 2,5° спирту

I, II, III, IV—уровни ветвей, начиная снизу; *осн. ст.* — основной ствол колонии

Одновременно при этом ускоряется и процесс распространения дезинтеграции по всей ветви, т. е. от проксимального до дистального гидранта (рис. 2). Те же самые явления наблюдаются и при наступлении II стадии распада.

Эти данные дают возможность представить динамику процесса распада гидрантов на протяжении всей колонии.

Табл. 2 показывает, что бази-апикальные градиенты распада характеризуют как основной ствол, так и боковые ветви колонии. Как видно

Таблица 2

Скорость наступления II стадии дезинтеграции в разных частях колонии Obelia longissima при действии 2,5° спирта

Части колонии	Количество подопытных колоний	Скорость наступления II стадии распада от начала опыта в часах		
		проксимальный гидрант	средний гидрант	дистальный гидрант
Основной ствол	6	7,94	16,65	24,91
1-я ветвь снизу	6	13,26	18,00	21,66
2-я „ „	6	13,83	16,20	18,75
3-я „ „	6	14,28	17,47	20,10
4-я „ „	6	17,75	20,16	23,00

из рис. 3, где графически представлены эти данные, особенно сильно отличаются скорости наступления II стадии распада в гидрантах, расположенных в разных уровнях основного ствола.

Длина ветвей в колонии и количество расположенных на них гидрантов уменьшаются по мере приближения первых к апикальной части колонии. Соответственно этому и процесс распространения дезинтеграции в маленьких апикальных ветвях имеет меньшую длительность, чем базальных, что также ясно видно из табл. 2.

Процесс распространения III стадии распада вдоль по стволу колонии или ее ветви идет значительно скорее, чем это наблюдается для стадий I и II и колониальный градиент распада благодаря этому несколько сглаживается, как показано на рис. 4.

Чтобы решить вопрос, не является ли полученный для Ob. longissima бази-апикальный градиент чувствительности результатом особенности действия спирта, в 1948 г. на Гридинской биологической станции было поставлено несколько опытов с действием сулемы $\frac{m}{100\,000}$ на колонии Ob. longissima; одновременно на Мурманской биологической станции более подробно изучался градиент чувствительности колонии L. flexuosa к действию сулемы $\frac{m}{100\,000}$. Постановка опытов и обработка полученных данных производились вышеуказанным способом.

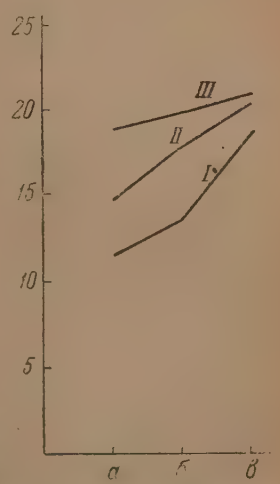

Рис. 4. Градиент наступления *I*, *II* и *III* стадий распада в разных ветвях одного уровня колонии Obelia longissima в 2,5° спирту

При действии сулемы на колонии L. flexuosa, так же как и при действии спирта, был обнаружен бази-апикальный градиент чувствительности. При этом процесс распада и наступал и протекал значительно быстрее, чем при действии спирта (табл. 3).

Если сопоставить полученные данные со скоростями наступления распада при действии спирта, то обнаруживается полное сходство хода этих процессов.

Таким образом, результаты этой серии опытов дают возможность утверждать, что при наличии апико-базального градиента чувствительности к спирту и сулеме в каждом отдельном градиенте, в целой колонии Ob. longissima и L. flexuosa существует бази-апикальный градиент

Таблица 3

Скорость наступления I стадии дезинтеграции в разных уровнях колонии Laeomedea flexuosa при действии сулемы $\frac{m}{60\,000}$

Части колонии	Число колоний	Скорость наступления 1 стадии распада при действии сулемы $\frac{m}{60000}$		
		проксимальный гидрант	средний гидрант	дистальный гидрант
Основной ствол	10	1,09	3,30	6,01
1-я ветвь снизу	10	2,20	3,66	4,99
2-я „ „	10	3,20	4,20	5,25
3-я „ „	10	4,75	5,61	6,52

чувствительности. Более резко бази-апикальный градиент чувствительности выражен в основном стволе колонии. Стадия I распада распространяется по всей колонии значительно дольше, чем стадии II и особенно III.

Действие спирта и сулемы вызывает одинаковый порядок распада гидрантов в колонии; следовательно, полученные градиенты можно считать неспецифической реакцией колониального организма на наблюдаемые воздействия.

Естественно задать вопрос: чем объясняется парадоксальный факт наличия в колонии бази-апикального градиента дезинтеграции?

Для очень большого количества организмов на разных стадиях развития установлено наличие апико-базального градиента, что, как известно, является основой теории физиологического градиента Чайльда [11]. Если найденный градиент распада у Ob. longissima и L. flexuosa отражает организменную интеграцию этих колоний, то можно предположить, что физиологическая трактовка этих организмов должна быть обратной той, которую можно было предполагать a priori, т. е. «верхушкой» в физиологическом смысле нужно считать не верхний конец колонии с образующимися гидрантами, а нижний ее конец, примыкающий к гидроризе. Для такого предположения имеются некоторые морфологические основания. Оба исследованных вида представляют собою колонии с симподиальным типом роста, т. е. у обоих гидранты, образующиеся в онтогенезе колонии первыми, остаются внизу ствола колонии (рис. 5). Таким образом, нижний полюс ствола с первым гидрантом — это первая возникающая в онтогенезе часть колониального организма, и в этом отношении ее можно сопоставить с головным концом одиночных животных и с оральным полюсом одиночных гидрантов. С этой точки зрения колонии Obelia и Laeomedea можно рассматривать, как организмы, направленные своим передним концом книзу, а задним (растущим) — кверху.

Однако найденный градиент распада может получить и совсем иное объяснение. Известно, что в старческом возрасте прекращается рост, падает способность к регенерации и уменьшается сопротивляемость к неблагоприятным условиям среды. Следовательно, повышенная чувствительность к повреждающим факторам не всегда свидетельствует о повышенной физиологической активности. Она также может указывать на снижение метаболизма, связанное с возрастными изменениями.

Канаев [2] показал, что в теле Pelmatohydra oligactis наблюдается перемещение клеточного материала от центральной части исследуемого отдела в двух направлениях: акропетально и базипетально. Таким образом, на дистальных концах щупалец и на подошве Pelmatohydra нахо-

дятся постоянно отмирающие и слущивающиеся ткани. Поэтому едва ли можно объяснить двойной апико-базальный и бази-апикальный гра-

Рис. 5. Общий вид колонии с симподиальным типом роста в 10,0° спирту через 5 час. от начала опыта и схема производимых операций

I — наиболее старый гидрант, *II* — самый молодой гидрант. *1* и *2*— целый гидрант, *3* — I стадия распада, *4* — II стадия распада, *5* — III стадия распада. *а*—базальный разрез, *б*— средний разрез, *в* — апикальный разрез

диент чувствительности в теле Hydra, описанный Стрелиным [4] и Чайльдом [12], повышением физиологической активности на концах щупалец и на подошве вследствие приобретения ими моторной функции (как это делает Чайльд). Скорее можно предположить, что в теле гидры градиент дифференциальной чувствительности имеет двойную природу. С одной стороны, это направленный от гипостома апико-базальный градиент физиологической активности, с другой стороны,— два противоположных по направлению градиента старения: апико-базальный градиент, направленный от дистальных концов щупалец базипетально, и бази-апикальный — от подошвы акропетально. Не происходит ли в теле колоний рассматриваемых нами организмов аналогичного наслаивания друг на друга градиента физиологической активности и явлений старения? Некоторый свет на этот вопрос проливают опыты по регенерации, поставленные нами на тех же объектах.

II. Скорость и характер регенерации разных уровней ствола колонии Obelia longissima

Чтобы решить вопрос о природе полученного бази-апикального градиента распада в колониях Ob. longissima и L. flexuosa, были поставлены опыты по изучению характера и темпа регенерации в участках

ствола Ob. longissima, вырезанных из различных областей тела колонии. Из колоний, достигших 3,5—4 см в длину, вырезались одинаковой величины участки ствола, расположенные между двумя ветвями, которые в дальнейшем обозначаются нами, как «междоузлия». Из каждой колонии вырезалось три участка, которые обозначаются как верхний, средний и базальный. Верхние междоузлия вырезались на границе 1-й и 2-й четвертей длины колонии, средние — на границе 2-й и 3-й и базальные — на границе 3-й и 4-й четвертей (рис. 5).

Для того чтобы можно было отличить полюсы междоузлий и точнее проследить за явлениями полярности в них, оральный разрез производился ниже верхней складчатости перисарка, а аборальный — на уровне второй складки в нижней части перисарка междоузлия (рис. 6).

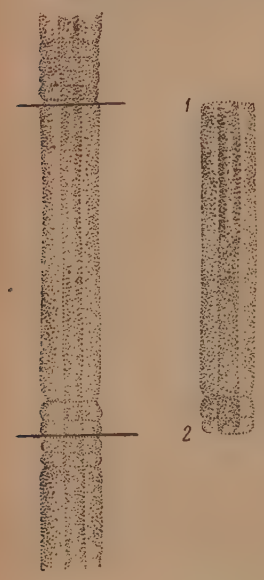

Рис. 6. Вид изолируемого междоузлия

1 — оральный конец; *2* — аборальный конец

Всего было поставлено 6 серий опытов. В каждой из них одновременно использовалось 10—30 колоний. Всего под опытом было 330 междоузлий по 110 каждого уровня. Междоузлия каждого уровня помещались в отдельные сосуды. Наблюдения за скоростью регенерации производились через каждые 24 часа. Необходимо отметить, что в опытах никогда не наблюдалось развития столонов, которые, по указанию Гольдфарба, Чайльда и Лунда, образуются при неблагоприятных условиях. Поэтому можно считать, что условия среды во время экспериментов были удовлетворительными для процессов регенерации, хотя и наблюдался некоторый процент гибели вырезанных междоузлий. Для того чтобы учесть скорость и характер морфогенетических процессов, наблюдения производились не только за скоростью регенерации на оральном и аборальном концах междоузлий, но и за частотой обращения полярности (появления гетероморфных форм), т. е. образования гидрантов на аборальном полюсе междоузлия. Для учета скорости регенерации было установлено 6 стадий формирования гидрантов (рис. 7).

0 стадия — ценосарк доходит до краев раневой поверхности; его края смыкаются.

I стадия — на раневой поверхности появляется небольшая округлая почка.

II стадия — почка вытягивается, в ее базальной части появляется прозрачная бесцветная пленочка перисарка.

III стадия — в базальной части перисарка регенеративной почки образуется складчатость.

IV стадия — тело гидранта уже сформировано, но заключено в замкнутый колпачок гидротеки. Щупальца еще не образовались.

V стадия — вполне развитые щупальца могут свободно выходить из отверстия на оральном конце гидротеки.

Характеристика регенеративного эффекта, наблюдающегося в междоузлиях, вырезанных из разных частей колонии, производилась при помощи сопоставления величин, которые мы, несколько условно, назвали средними величинами скорости регенерации. Эти величины вычислялись на каждые сутки процесса регенерации следующим образом: подсчитывалось число междоузлий каждой из вышеописанных стадий регенерации (0 — V); каждое из этих чисел умножалось на соответствующий номер регенерационной стадии (включая и № 0), затем все числа суммировались и полученные суммы делились на общее число междоузлий,

бывших в опыте, оставшихся на данный срок учета живыми (некоторая часть их погибла, см. табл. 5). В каждый срок учета было известное количество междоузлий, в которых регенерация не начиналась (стадия 0), и поэтому наши средние величины прежде всего отражают процент регенерирующих особей по сравнению с нерегенерирующими или

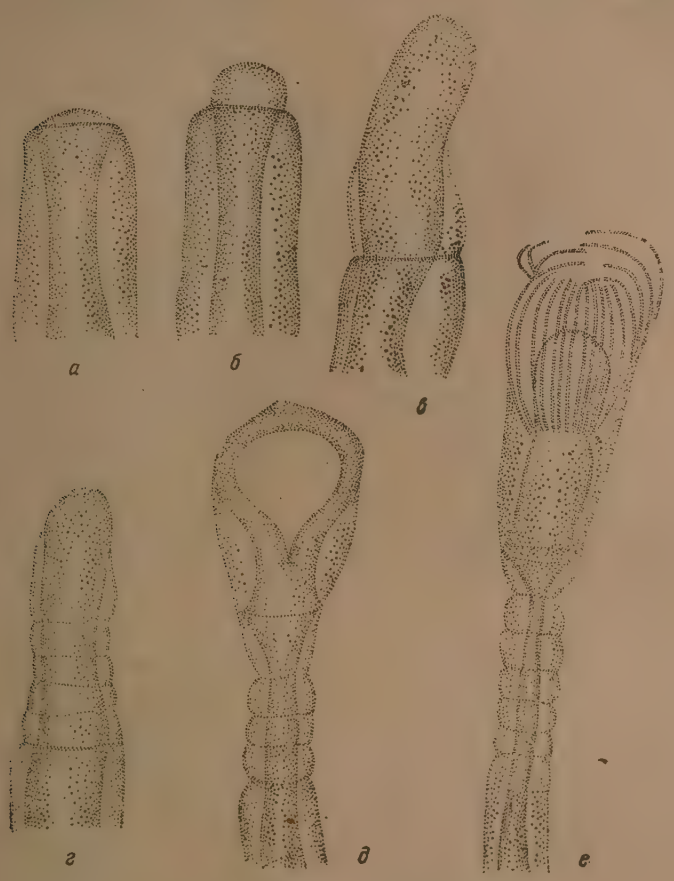

Рис. 7. Стадии регенерации гидрантов

а — нулевая стадия, *б* — I стадия, *в* — II, *г* — III, *д* — IV, *е* — V стадия регенерации

еще не приступившими к процессу регенерации. Кроме того, вычисленные величины, несомненно, выражают собственно скорость регенерации. Разделить эти два показателя (процент регенерации и скорость регенерации) было бы возможно только при условии наблюдения за каждым междоузлием в отдельности. По условиям работы это не представлялось возможным. Однако поскольку и процент регенерированных междоузлий, и скорость протекания регенерации одинаково характеризуют регенеративный эффект, можно считать эти средние величины достаточно хорошо выражающими динамику изучаемого процесса. Они сопоставлены в табл. 4.

Эти данные показывают, что скорость регенерации на оральном полюсе в базальных и средних междоузлиях значительно выше, чем в апикальных. Таким образом, можно сказать, что у Obelia имеется бази-

Таблица 4

Характеристика регенерации междоузлий Obelia longissima, взятых из разных уровней колонии

Междоузлия	Число полипов-экземпляров	Через 24 часа				Через 48 часов				Через 72 часа			
		оральный полюс		аборальный полюс		оральный полюс		аборальный полюс		оральный полюс		аборальный полюс	
		средняя стадия регенерации	D ± m.diff.	средняя стадия регенерации	D ± m.diff.	средняя стадия регенерации	D ± m.diff.	средняя стадия регенерации	D ± m.diff.	средняя стадия регенерации	D ± m.diff.	средняя стадия регенерации	D ± m.diff.
Базальные (*а*)	110	0,72		0,47		1,97		0,90		2,47		1,46	
Средние (*б*)	110	0,94	—0,12±0,11	0,50	0,03±0,08	0,72	+0,25±0,22	1,20	—0,30±0,61	2,82	0,35±0,12	1,43	+0,03±0,25
Апикальные (*в*) . . .	110	0,47	0,47±0,09	0,71	0,19±0,10	0,85	0,87±0,25	1,73	—0,53±0,20	1,26	1,56±0,34	2,76	—1,33±0,30

апикальный градиент скорости регенерации на оральном конце междоузлий, вырезанных из разных уровней колонии (рис. 8). Полученные данные не согласуются с некоторыми из вышеприведенных литературных указаний (Бийар, Дэвенпорт, Лунд). Однако результаты, полученные этими авторами, вызывают сомнение. Методы наложения лигатуры на объект для подвешивания его в аквариуме (Бийар, Дэвенпорт) и помещения объекта в углублении стекла, смазанного вазелином (Лунд), едва ли не отражаются на ходе морфогенетических процессов. Помимо того, нельзя считать убедительными выводы Лунда, основанные на данных, полученных всего на трех колониях.

Кроме того, из рассмотрения данных табл. 4 видно, что на оральном полюсе в средних междоузлиях на всех стадиях наблюдается максимальная скорость регенерации. Правда, разница с базальными междоузлиями в этом отношении невелика и всюду меньше утроенной средней ошибки разности, т. е. статистически недостоверна. Но поскольку это явление систематически наблюдается при повторении опытов, можно говорить о вероятности наличия двойного медио-базального и медио-апикального градиента скорости регенерации с максимумом скорости в средних междоузлиях. Получается впечатление, что на основной бази-апикальный градиент скорости регенерации накладывается еще медио-базальный.

На аборальном полюсе междоузлий обнаруживается обратная картина. Здесь, как можно видеть из табл. 4, наблюдается апико-базальный градиент скорости регенерации. В базальных междоузлиях скорость регенерации значительно меньше (рис. 9), чем в средних и апикальных. Найденное

различие в направлении градиентов скорости регенерации на оральном и аборальном полюсах вырезанных междоузлий легко осмыслить, если принять во внимание, что морфогенетические процессы на обоих полюсах неравнозначны. На оральном полюсе происходит обычное восстановление утраченного, т. е. нормальная регенерация, на аборальном же происходит гетероморфоз, т. е. образование, связанное

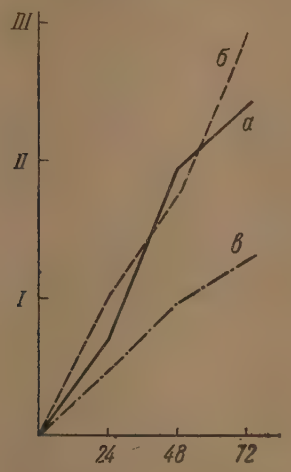

Рис. 8. Градиент скорости регенерации гидрантов на оральном конце

а — базальных, *б* — средних, *в* — апикальных междоузлий. На оси ординат отложены стадии регенерации, на оси абсцисс — время в часах

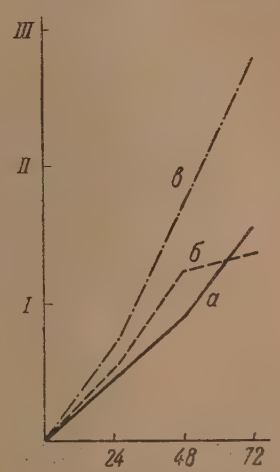

Рис. 9. Градиент скорости регенерации на аборальном конце

а — базальных, *б* — средних, *в* — апикальных междоузлий

с перестройкой и обращением полярности. Поэтому показатели регенерации на том и другом полюсе свидетельствуют о совершенно разных физиологических свойствах регенерантов. Если скорость регенерации на оральном полюсе является только выражением физиологической активности, то эта скорость на аборальном полюсе говорит, кроме того, о способности к перестройке полярности при ее инверсии. О чем же свидетельствует способность к перестройке полярности? Конечно, о большей или меньшей ее стойкости в каждом вырезанном междоузлии: чем легче идет образование гетероморфоза, тем меньше стойкость полярности, и наоборот. Таким образом, наши данные показывают, что базальные междоузлия обладают большей физиологической активностью и большей стойкостью полярности, чем апикальные. Этот факт вполне соответствует теории физиологического градиента Чайльда, согласно которой «апикальные» (в физиологическом смысле) области обладают большей физиологической активностью и одновременно большей стойкостью полярности (Чайльд [11]).

О большей стойкости полярности в базальных междоузлиях говорят и результаты подсчетов количества образовавшихся гетероморфных регенератов. Оказалось, что частота их появления в верхушечных междоузлиях значительно больше, чем в средних и базальных, о чем свидетельствуют данные, приведенные в табл. 5. В этой таблице сопоставлены проценты междоузлий, образовавших через 72 часа регенераты IV и V стадий.

Эти данные показывают, что в базальной части колонии Ob. longissima полярность выражена более стойко, чем в апикальной. Обратим внимание также на процент выживаемости междоузлий в экспериментальных условиях, который можно рассматривать как выражение спо-

Таблица 5

Выживаемость и частота образования регенератов на оральной и аборальной поверхностях изолированных междоузлий

Междоузлия	Число междоузлий в опытах	Число живых междоузлий через 72 часа	% живых междоузлий	D ± m.diff.	% регенератов на оральном полюсе от живых междоузлий	D ± m.diff.	% гетероморфов от живых междоузлий	D ± m.dif.
Базальные (*а*)	110	63	57,3		34,9		11,1	
				—3,6±6,71		—3,9±8,45		—0,8±5,94
Средние (*б*)	110	67	60,9		38,8		11,9	
				+15,5±6,65		+16,8±8,55		+22,1±7,02
Апикальные(*в*)	110	50	45,4		22,0		34,0	

собности их к адаптации. Как видно из табл. 5, верхние междоузлия несколько менее выносливы, чем базальные и средние. Хотя это различие невелико и находится в пределах средней ошибки, но оно закономерно повторяется. Поэтому этот факт заслуживает внимания, тем более, что он вполне соответствует прочим нашим данным и может быть даже предсказан ими. В самом деле, поскольку опыты были довольно длительными и смерть изолированных междоузлий происходила от совокупности неблагоприятных условий, т. е. под действием факторов с небольшой интенсивностью их вредности, то не может быть сомнения в том, что мы здесь имеем дело с явлением, аналогичным обратному градиенту Чайльда или градиенту акклиматизации. Как известно, направление этого градиента — обратное по сравнению с градиентом дезинтеграции, что и имеет место в наших опытах (см. выше, опыты с действием спирта и сулемы). Кроме того, здесь мы опять встречаемся с тем, что наблюдалось и в отношении скоростей регенерации на оральном конце междоузлий (табл. 4), именно — с незначительным повышением в средних междоузлиях частоты регенерации и выживаемости их в экспериментальных условиях по сравнению с базальными. Таким образом, и здесь создается впечатление как о существовании двойного медио-базального и медио-апикального градиента частоты регенерации, так и о выживаемости междоузлий, взятых из разных уровней колонии. Но реальность разностей, получаемых между средними и базальными междоузлиями, под сомнением, поскольку они меньше средней ошибки.

Возникает вопрос, не являются ли описанные различия в скоростях регенерации и стойкости полярности изолированных междоузлий следствием искусственной изоляции последних от коррелятивных взаимосвязей с другими частями колониального организма? Другими словами, не являются ли изложенные наблюдения артефактами, не свойственными нормальному организму? Для ответа на этот вопрос были поставлены опыты по регенерации ствола колонии в следующей модификации: у целой колонии на различных уровнях удалялась только верхняя часть. В первом варианте отсекалось $^3/_4$ ствола (*а*), во втором $^2/_4$ (*б*) и в третьем — $^1/_4$ (*в*). Оперированные колонии, по 28 в каждом варианте, были помещены в разные сосуды и опущены в море. Регистрация стадий регенерации и обработка материала производились так же, как в предыдущих опытах. Результаты этой серии опытов, как видно из табл. 6, полностью подтверждают данные предыдущих экспериментов.

Таблица 6

Скорость регенерации ствола Obelia longissima на оральной поверхности при сохранении связи регенерирующего междоузлия с телом колонии

Удалено	Число экз.	Через 24 часа		Через 48 часов		Через 72 часа	
		Средняя стадия регенерации	D ± m.diff.	Средняя стадия регенерации	D ± m.diff.	Средняя стадия регенерации	D ± m.diff.
3/4 ствола (*а*) . .	28	2,82	—0,43±0,15	4,29	0,35±0,13	4,36	0,52±0,15
2/4 ствола (*б*) . .	28	3,29	0,61±0,10	4,64	1,30±0,06	4,88	1,32±0,10
1/4 ствола (*в*) . .	28	2,64		3,44		3,56	

Скорость регенерации ствола колоний с разрезом в ее нижней и средней частях значительно больше, чем в тех, где разрез проходит через верхнюю часть (рис. 10). Помимо того, здесь более резко выражено повышение регенеративного эффекта в колониях с разрезом в средней части ствола (*б*). Через 72 часа эта разница выходит уже за пределы средней ошибки. Возможно, что при большем фактическом материале эта разница оказалась бы достоверной на всех стадиях регенерации. Таким образом, через 72 часа после начала опыта в стволе колонии Ob. longissima обнаруживается медио-базальный и более резко выраженный медио-апикальный градиент скорости регенерации. Итак, здесь проявляется в более ясной форме та же закономерность, которая намечалась в отношении наличия медио-базального и медио-апикального градиентов частоты и скорости регенерации на оральном конце междоузлий, а также и их выживаемости в экспериментальных условиях.

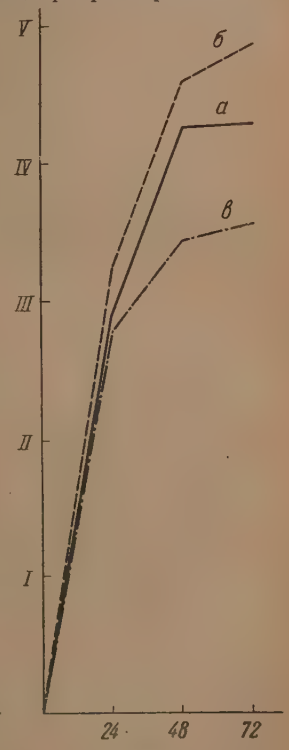

Рис. 10. Градиент скорости регенерации ствола Obelia longissima с разрезом

а — в базальной, *б* — в средней, *в* — в апикальной части колонии

Таким образом можно считать доказанным, что регенеративный эффект у Ob. longissima закономерно меняется в зависимости от уровня разреза. Отсюда ясно, что данные предыдущих опытов можно истолковать только аналогичным образом, ибо в обеих сериях опытов получены тождественные результаты.

Если при регенерации междоузлий и основного ствола колонии в наших опытах обнаруживается бази-апикальный градиент скорости, то каков будет градиент скорости регенерации гидрантов, расположенных на стволе? Для выяснения этого вопроса на 50 колониях L. flexuosa были поставлены следующие опыты. У только что собранных колоний, несущих гидранты и гонофоры, у основания 2—4 гонофора, удалялись все гидранты и гонофоры. Учет скорости регенерации и обработка материала производились так же, как в предыдущих опытах. В течение первых 12 часов на раневых поверхностях регенерация гидрантов не наблюдалась (стадия 0). Через 24 часа наблюдались почти одинаковые регенераты во

всех частях колонии, кроме апикальной части ствола и дистальных концов боковых ветвей, где регенерации вовсе не было. Через 48 часов почти все гидранты на протяжении базальной и средней части колонии были полностью сформированы. В дистальных концах ствола и ветвей трубочки перисарка на протяжении 2—4 междоузлий были пустыми. Следует отметить, что на местах удаленных гонофоров регенерации никогда не наблюдалось. Из 50 колоний только у трех наблюдалась регенерация апикальных гидрантов. Эти колонии были малой величины, одноветвисты и несли всего 8—10 гидрантов.

Отсутствие регенерации в апикальной части колонии трудно рассматривать, как проявление градиента регенеративного эффекта. В апикальных частях происходит втягивание ценосарка, т. е. своеобразный процесс дегенерации гидрантов, наблюдавшийся всеми авторами, но еще не получивший ясного истолкования. Во всяком случае в регенерации гидрантов, расположенных на уровнях, соответствующих уровням изоляции междоузлий в вышеизложенных опытах, никакого градиента обнаружить не удалось. Возможно, что это зависит от очень быстрого темпа регенерации, маскирующего бази-апикальный градиент колонии.

Полученные нами результаты по сравнению скорости регенеративного эффекта на поверхностях как изолированных, так и неизолированных междоузлий вполне согласуются с опытами по дезинтеграции колонии под влиянием вредных факторов среды. В обоих вариантах опыта обнаруживается бази-апикальный градиент, подчас осложненный наличием в базальной части слабо выраженного медио-базального градиента. Нам представляется особенно важным, что этот градиент не только относится к гидрантам колонии, но и характеризует свойства ствола и ветвей колонии. Это показывает, что признаки организменной интеграции охватывают все части колонии.

Заключение

Поскольку осевые физиологические градиенты всегда сопровождают организменную интеграцию, можно утверждать, что и рассмотренным колониям гидроидов свойственна в какой-то мере организменная интеграция. Во-первых, сами гидранты представляют отдельные индивидуальности с хорошо выраженными физиологическими градиентами. Опыты показали, что при действии спирта и сулемы процесс распада в каждом гидранте совпадает по направлению с апико-базальным градиентом чувствительности. Следовательно, он должен рассматриваться, как прямой градиент чувствительности, что вполне совпадает с литературными данными. Во-вторых, в самой колонии существует интеграция между отдельными частями, и в колонии, как в целом, получен градиент обратного направления, т. е. бази-апикальный. Это не согласуется с указаниями Чайльда [10], утверждающего, что у колоний гидроидов с разным типом роста существует апико-базальный градиент чувствительности.

В колониях с моноподиальным типом роста (Bougainvillea и Pennaria), по Чайльду, наиболее чувствительными оказываются терминальные, т. е. наиболее старые гидранты. У колоний с симподиальным типом роста (Obelia, Gonothyrea), по его мнению, повышенной чувствительностью отличаются тоже дистальные, т. е. в этом случае наиболее молодые гидранты. Однако в работах Чайльда отсутствует фактический материал по изучению физиологического градиента у колоний с симподиальным типом роста. Несмотря на то, что Чайльд говорит о существовании у них апико-базального градиента чувствительности, в выводах он упоминает о наличии каких-то различий в градиентах у колоний с разным типом роста.

Обнаруженный бази-апикальный градиент чувствительности у Ob. longissima и L. flexuosa свидетельствует о том, что в колониях с симподиальным ветвлением, так же, как у колоний с моноподиальным типом роста, наибольшей чувствительностью обладает часть колонии, несущая наиболее старые гидранты. Возникает сомнение, не является ли полученный бази-апикальный градиент чувствительности градиентом старения? Однако опыты по регенерации говорят против этого: в рассмотренных колониях был обнаружен ярко выраженный бази-апикальный градиент скорости регенерации; кроме того, базальная и средняя части колонии обладают более стойко выраженной полярностью. Известно, что в областях большой физиологической активности наблюдаются более интенсивные морфогенетические процессы и более стойкая полярность. Поэтому полученный бази-апикальный градиент следует рассматривать как градиент физиологической активности. Это как будто бы вполне согласуется и с характером роста колонии. В колониях с симподиальным типом роста гидрант, образовавшийся путем автономной дифференциации, остается в базальной части колонии. И если существует физиологическая зависимость между частями колонии, то она должна быть направлена бази-апикально. В колониях с моноподиальным типом роста, вероятно, наблюдаются обратные отношения. В них гидранты, развивающиеся путем автономной дифференциации, сохраняют терминальное положение. В этих колониях можно ожидать наличия апико-базальных градиентов, что и подтверждается большинством авторов (Владимирский, Гольдфарб, Гаст и Годлевский, Чайльд). Исключением являются данные Пиблс, которая нашла у Pennaria медио-базальный и медио-апикальный градиенты скорости регенерации в участках ствола, вырезанных из разных уровней колонии. Таким образом, вопрос о связи между характером физиологических градиентов внутри колонии и типом роста последних может быть разрешен только последующими исследованиями.

Некоторое повышение регенеративного эффекта в средней части колонии по сравнению с базальной, по всей вероятности, указывает на то, что в колонии с симподиальным типом роста имеется не только бази-апикальный градиент физиологической активности, но и градиент совсем другой природы, т. е. возрастной градиент, который совпадает с первым по направлению. Такое предположение дает, повидимому, возможность объяснить некоторое, отмеченное выше, снижение физиологической активности в базальной части колонии. Естественно ожидать понижения регенеративного эффекта в стареющих частях колонии. Кроме того, с этим толкованием хорошо согласуются результаты опытов по действию повреждающих агентов на колонии, где всюду получен только один бази-апикальный градиент. Пониженная стойкость стареющих частей колонии только усиливает имеющийся бази-апикальный градиент чувствительности.

Выводы

1. В колониях Obelia longissima и Lacomedea flexuosa констатирован бази-апикальный градиент чувствительности к действию повреждающих факторов. Наряду с ним внутри отдельных гидрантов колоний получен апико-базальный градиент чувствительности.

2. У Ob. longissima обнаружен бази-апикальный градиент регенеративного эффекта в междоузлиях, изолированных из разных частей колонии. Имеются основания предположить, что, кроме того, в этих междоузлиях имеется слабо выраженный медио-базальный градиент регенеративного эффекта.

3. Базальная часть колонии Ob. longissima обладает более устойчивой полярностью; устойчивость полярности градативно падает по направлению к верхушке колонии.

4. В колониях Ob. longissima при удалении верхней части ствола на разных уровнях получены бази-апикальный и, выраженный слабее, медио-базальный градиенты скорости регенерации.

5. Повидимому, бази-апикальный градиент чувствительности имеет двойную природу. С одной стороны, это градиент физиологической активности, а с другой,— совпадающий с ним по направлению возрастной градиент.

6. Обнаруженные градиенты чувствительности, хода регенерации и стойкости полярности по-новому характеризуют организменную целостность рассматриваемых колоний. Полученные данные дают основание для предположения о том, что бази-апикальное направление указанных градиентов стоит в связи с симподиальным типом роста этих колоний.

Литература

1. Владимирский А. П., Влияние некоторых факторов на регенеративные процессы у гидроидов, 1915.— 2. Канаев И. И., Общая схема регуляций у гидры, ДАН СССР, 65, № 4, 1949.— 3. Светлов П. Г., Regulationserscheinungen an Cristatella-Kolonien, Ztschr. f. wissenschaftliche Zoologie, 1935.— 4. Стрелин Г. С., О физиологическом градиенте, Диссертация, 1941.— 5. Allman, Report on the present state of our knowledge of the reproductive system in the Hydroidea, 1864.— 6. Barth L. G., The effect of constant electric current on the regeneration of certain hydroids, Physiol. Zool., 7, 1934.— 7. Barth L. G., The direction and magnitude of potential differences in certain hydroids, Physiol. Zool., 7, 1934.— 8. Billard A., Contribution à l'étude des hydroides, An. sci. nat., sér. 8 (20), 1904.— 9. Billard A., Régénération de Tubularia indivisa L., Comp. ren. soc. biol., 58 (23), 1905.— 10. Child C. M., The axial gradients in Hydrozoa, Biol. Bull., No. 36, 1919; No. 37, 1919; No. 45, 1923.— 11. Child C. M., Patterns and problems of development, Chicago, 1941.— 12. Child C. M., Oxydation and reduction of indicators by Hydra, Journ. Exp. Zool., 104 (2), 1947.— 13. Davenport, Studies in morphogenesis II regeneration in Obelia and its bearing on differentiation in the germ-plasma, Anat. Anz, 9, 1894.— 14. Gast R. u. Godlewski E., Die Regenerationserscheinungen bei Pennaria cavolini, Arch. Entw.-Mech., 14, 1903.— 15. Goldfarb A., Factors in the regeneration of a compound hydroid Eudendrium ramosum, Journ. Exp. Zoll., 4, 1907.— 16. Lund E. J., Experimental control of organic polarity bei electric current. I, Journ. Exp. Zoll., No. 34, 1921; III, No. 37, 1923; V, No. 41, 1925.— 17. Peables F., Experiments in regeneration and grafting in hydroids, Arch. Entw.-Mech., 10, 1900.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 4

О РАСПРОСТРАНЕНИИ РЕМНЕЦА (LIGULA) В ВОДАХ ЭСТОНСКОЙ ССР

В. Н. ВООРЕ

Таллинский учительский институт

До настоящего времени паразитофауна рыб Эстонской ССР остается почти не изученной, так как систематических исследований в этой области не проводилось, а имеющиеся заметки и работы носят случайный характер. Из числа ранних работ необходимо отметить статьи Брауна (Braun [10, 11]) по паразитам морских рыб и Шнейдера (Schneider [14, 15]) по паразитам рыб озер Юлемисте и Вырцъярв и залива Кихельконна. Такое положение в изучении паразитов рыб в Эстонии объясняется прежде всего отсутствием здесь до 1940 г. ихтиологических научно-исследовательских учреждений, могущих возглавить проведение таких работ, а также отсутствием специалистов-паразитологов и слабым развитием прудового рыбного хозяйства.

Между тем в водоемах Эстонии неоднократно были отмечены случаи массового заболевания и гибели рыб. Так, в 1930 г. была отмечена массовая гибель (видимо от краснухи) угрей в районе залива Муху и по побережью острова Саарема и в 1938 г. в реке Пярну. Весной 1939 г. наблюдалась значительная гибель (от неизвестных причин) разных видов рыб в озере Вырцъярв, и наконец, в 1938 г. было отмечено массовое заболевание уклей в озере Тамула. В этом же озере находили мертвыми и других рыб (окунь, судак), на теле которых находилось большое количество пиявок (Piscicola) и раков — карповых вшей (Argulus).

Все это с очевидностью говорит о насущной необходимости проведения исследований по изучению бактериальных и паразитарных заболеваний рыб на территории Эстонской ССР.

После установления советской власти, в 1940 г., был организован первый научно-исследовательский отдел Рыбпрома, а вместе с этим расширилось прудовое рыбное хозяйство и проведение паразитологических исследований стало необходимым и вполне реальным.

Настоящий обзор касается распространения в водоемах Эстонии хорошо известного ленточного червя — ремнеца (рода Ligula), паразитирующего в полости тела карповых рыб. Материалом послужили сборы, произведенные автором в 1937—1943 гг., из рыб 14 пресных водоемов Эстонии, и те немногочисленные данные, которые указаны выше.

Всего было исследовано 20 видов рыб в количестве 1269 экземпляров. Для характеристики исследуемого материала мы измеряли вес и длину тела как хозяина, так и паразита. Кроме того, для хозяина определялся пол и отмечалась степень половой зрелости; по чешуе определялся возраст исследуемой рыбы. Результаты исследования по водоемам приводятся ниже.

1. Озеро Ахеру. Степень заражения ремнецом некоторых карповых рыб озера Ахеру приводится в табл. 1. Кроме перечисленных в данной таблице рыб, в это

же время в озере Ахеру были обследованы 23 экз. плотвы, 10 экз. карпов, 5 экз. линей, 81 экз. судаков, 18 экз. окуней, 7 экз. ершей и 22 экз. щук, в которых ремнецы обнаружены не были.

Таблица 1

Степень заражения ремнецом карповых рыб

Вид рыбы	Дата	Колич. обслед. экз.	Их возраст в годах	Колич. зараженных	Их возраст в годах	% заражений	Размеры червей в см
Лещ . . .	13—17.III.41	33	1—10	4	2—4	12,2	9, 19, 5, 25, 29, 42, 52, 63, 69
Лещ . . .	18.VII.42	8	1—4	—	—	—	—
Лещ . . .	9—12.X.42	25	1—9	8	2—4	32,0	2, 10, 16, 17, 20, 20, 25, 25, 26, 28, 30, 31, 32, 35, 43, 45, 45, 50, 55
Густера . .	14.III.41	8	3—10	1	4	12,5	14, 27
Густера . .	18.VII.42	5	4—5	1	5	20,0	29
Уклея . . .	17.III.41	10	1—4	—	—	—	—
Уклея . . .	11.X.42	4	3—4	1	3	(25,0)	15

2. Озеро Вырцъярв. По данным М. Мюлена и Г. Шнейдера, в июне и августе 1911 г. был обследован 21 экз. уклей, из которых зараженными оказались 2 экз. (9,5%), и 15 экз. плотвы, из них заражена одна (6,7%). Зараженная пятилетняя уклея имела I степень зрелости, в то время как трехлетняя незараженная была уже III степени зрелости.

Автором 11.IX.1940 было вскрыто 12 лещей, из них зараженным оказался только один (8,3%), в котором находился червь, достигавший 34 см длины. 4.III.1943 было вскрыто 17 лещей, из них зараженными оказались 4 (23,5%). Длина найденных червей достигала 35, 41, 53, 57, 90 см. В остальных вскрытых рыбах (3 густеры, 1 жерех, 1 налим, 14 судаков, 5 окуней, 15 ершей и 12 щук) ремнецов найдено не было.

3. Озеро Валгъярв. При обследовании рыб озера 17.III.1940 было вскрыто 15 экз. лещей, 11 экз. плотвы, 4 экз. красноперки, 1 экз. линя, 7 экз. ершей и 3 экз. щуки. Во всех исследованных рыбах ремнец не обнаружен.

4. Озеро Кахала. Во вскрытых 16.VI.1941 10 экз. карасей ремнец не обнаружен.

5. Озера Пангоди и Кивиярв. Оба озера соединены между собою канавой, через которую рыба свободно может переходить из одного озера в другое. Летом 1938 г. была обследована верховка из этих озер: в озере Пангоди в количестве 39 экз. и в озере Кивиярв в количестве 40 экз. В первом было обнаружено 29 зараженных рыб (74,4%), во втором 24 (60,0%). Оказалось, что старшие возрасты рыб заражены сильнее, чем более молодые; неполовозрелые особи не заражены совсем (табл. 2). Интенсивность заражения колебалась от 1 до 4 экз. червей в полости тела одной рыбы. Найденные черви достигали 1—9 см длины.

Таблица 2

Степень заражения ремнецом верховок разной величины

Название озера	Колич. исслед. рыб	Длина рыб в см	Колич. зараженных рыб.	% зараженных
Пангоди	24	6,4—8,3	24	100,0
	9	4,7—6,2	5	55,6
	6	1,7—3,0	0	0
Кивиярв	13	4,7—7,5	13	100,0
	19	3,5—4,6	11	57,9
	8	1,7—2,3	0	0

6. Озеро Чудское (Пейпси). Из этого озера в 1938—1941 гг. были обследованы следующие рыбы: лещ (64 экз.), плотва (10 экз.), густера (7 экз.), красноперка (1 экз.), язь (1 экз.), елец (6 экз.), жерех (1 экз.), линь (1 экз.), сом (1 экз.), налим (8 экз.), судак (11 экз.), окунь (28 экз.), ерш (14 экз.), ряпушка (25 экз.),

чудской сиг (6 экз.) и щука (11 экз.). Зараженным оказался только лещ: из 64 экз. обследованных лещей ремнецы обнаружены у 6 рыб (9,4%) в возрасте 3, 5, 7 лет. Найденные черви были очень крупными и достигали 60, 67, 70, 104, 105, 115 и 148 см в длину.

7. Озеро Пюхаярв. 13.III.1942 было обследовано 15 экз. леща, 19 экз. плотвы, 1 экз. линя, 43 экз. судака, 17 экз. ершей и 8 экз. щук. Во всех случаях ремнец не обнаружен.

8. Озеро Райгаствере. 17.III.1941 было обследовано 15 лещей, 11 экз. плотвы, 14 уклей, 1 язь, 16 окуней, 2 ерша и 2 щуки. Во всех случаях ремнец не обнаружен.

9. Озеро Саадъярв. 27.II.1942 было обследовано 12 экз. плотвы, 11 окуней, 12 ершей и 20 щук. Зараженной ремнецом оказалась лишь 1 плотва (8,3%). Найденный червь достигал 6 см длины.

10. Озеро Тамула. В литературе приведены следующие данные: в декабре 1937 г. было вскрыто 119 экз плотвы, из них заражено 2 экз. (1,7%); зимой 1938 г. вскрыто 548 экз. густеры, из них заражено 230 экз. (42%).

С 17 по 22.II.1941 автором вскрыто 48 лещей, 31 плотва, 14 густер, 14 уклей, 1 карп, 57 судаков, 21 окунь и 1 ерш. Во всех случаях ремнец не обнаружен.

11. Озеро Ыйзу (материал Эстонского отделения ВНИРО). 21.I.1940 были вскрыты 31 лещ, 3 плотвы, 1 уклея, 3 судака, 2 окуня и 1 щука. Ремнец был обнаружен только у 1 леща (3,2%). Найденный червь достигал 145 см длины. Зараженная им трехлетняя рыба достигала всего лишь 9,5 см длины, в то время как 14 незараженных рыб того же возраста имели в среднем 19,5 см длины.

12. Озеро Элиствере. 15.III.1941 автором было вскрыто 5 лещей, 3 плотвы, 1 карась, 2 ерша и 4 щуки. Во всех случаях ремнец не обнаружен.

13. Озеро Эхиярв. За период с 28.II по 7.III.1941 было вскрыто 26 экз. лещей, 12 экз. плотвы, 2 сига, 20 судаков, 21 окунь, 6 ершей и 6 щук. Ремнецы найдены были лишь в лещах. Из 26 обследованных лещей в возрасте от 2 до 11 лет зараженными оказались 3 экз. (11,5%) в возрасте 2 и 4 лет. Найденные черви достигали 14 и 60 см в длину. Половые железы у четырехлетних зараженных рыб были атрофированы.

14. Озеро Юлемисте. Шнейдером в 1909 г. было обследовано 43 экз. лещей и 41 экз. плотвы, из них зараженными оказались 10 экз. (23,3%) лещей и 1 экз. (2,4%) плотвы. У зараженных рыб была отмечена дегенерация половых желез. Определение пола у зараженных рыб в возрасте, обычном для половозрелых, возможно было лишь при помощи микроскопа.

Автором в этом же озере 18.V 1941 было обследовано 10 экз. лещей и 2 щуки. Ремнец в обследованных рыбах обнаружен не был.

Кроме указанных рыб, ремнец встречается также, по устным данным, у сырти в заливе Пярму.

Общие замечания

При обследовании рыб из 14 водоемов Эстонской ССР ремнец был найден у рыб 9 озер. Однако это не исключает возможности нахождения паразита и в остальных озерах при большем количестве вскрытий различных видов рыб этих водоемов. Из 20 видов обследованных рыб зараженными оказались лишь карповые: лещ (наиболее часто), густера, плотва, уклея, верховка и, по устным данным, сырть (в заливе Пярну).

Степень заражения (% заражения) рыб лигулой карповых рыб очень различна, что зависит от ряда причин, и в первую очередь от возраста рыб, времени года и концентраций птиц (окончательных хозяев ремнеца) на территории обследованного озера. Паразит поражает рыб преимущественно в молодом возрасте (2—4 лет) и значительно реже встречаются у рыб старшего возраста. Это находит объяснение в возрастном изменении питания у карповых рыб. Так, лещ в молодом возрасте питается преимущественно планктонными организмами, среди которых в большом количестве находятся промежуточные хозяева лигулы — циклопы. С возрастом лещ переходит к питанию бентосом и в значительно меньшей степени питается планктоном, в связи с чем заражение его лигулой становится крайне редким. По литературным данным, ремнец в полости тела рыбы может жить более 2 лет, но так как зараженная рыба часто теряет способность нормально плавать и находится у поверхности воды, она легко становится добычей птицы и погибает. Вследствие этого большое количество зараженной рыбы вы-

лавливается птицей еще в молодом возрасте, что снижает также процент заражения ремнецом рыбы старших возрастов.

Интенсивность заражения в нашем материале обычно определялась в 1—2 экз. в одной рыбе, однако в отдельных случаях были находимы 4, 5 и даже 6 экз. червей в полости тела одной рыбы.

Размеры червей из леща колебались от 2 до 148 см, из густеры от 14 до 29 см, из плотвы — 6 см, из уклей — 15 см и из верховки от 1 до 9 см.

Общий вес паразита в среднем составляет 13,75% (максимально 24,5%) к весу тела зараженной рыбы. Такая относительно большая масса червей, не говоря уже о различных токсических влияниях, несомненно, оказывает вредное воздействие на нормальный рост и развитие зараженной рыбы. В одних случаях у зараженной рыбы наблюдается дегенерация или задержка в созревании половых желез (у рыб в озерах Валгъярв, Эхиярв и Юлемисте), в других — замедление в росте (в озерах Ахеру и Ыйзу). Однако это неблагоприятное влияние паразита на развитие хозяина наблюдается не во всех случаях; часто встречаются зараженные лигулой рыбы, которые по своему развитию не отличаются от здоровых того же возраста. Здесь, видимо, имеет значение также срок инвазии; чем моложе заражение, тем менее заметны изменения, происходящие в хозяине под влиянием развивающегося в нем паразита.

Половозрелая стадия лигулы в Эстонии была найдена в кишечнике у гагары (Colymbus arcticus), крохаля (Mergus serrator) и поганки (Podiceps cristatus). Поганки является основным хозяином лигулы на озере Тамула, где летом 1938 г. насчитывалось около 60 ее выводков. Обследование 18 поганок показало, что взрослые птицы заражены на 100, а молодые на 50%. Интенсивность заражения обычно довольно сильная, а в одной птице (самце) достигала 18 экз. червей.

Настоящее исследование показывает на широкое распространение среди рыб Эстонии хозяйственно важного паразита, который может в некоторых развивающихся рыбных хозяйствах приносить существенный урон рыбоводству. Дальнейшие исследования должны быть направлены к выяснению распространения и биологии ремнецов и выработке мер борьбы с ними.

Литература

1. Быховская И. Е. и Быховский Б. Е., Паразитофауна рыб ахратинских лиманов, Паразитол. сб. Зоологич. ин-та АН СССР, VIII, 1940.— 2. Воорс В. Н. (Voore), Andmeid Eesti kalade parasiitidest, Eesti Kalandus, nr. nr. 8, 10, Tallinn, 1939.— 3. Воорс В. Н. (Voore), Märkmeid kiisa parasiitidest, Eesti Loodus, nr. 3, Tartu, 1940.— 4. Догель В. А., Паразитарные заболевания рыб, 1932.— 5. Догель В. А., Борьба с болезнями рыб в прудовом хозяйстве, КОИЗ, 1932.— 6. Догель В. А., Пешков И. А., Гусева Н. Б., Бактериальные заболевания рыб, Пищепромиздат, 1939.— 7. Ляйман Э. М., Болезни рыб, Пищепромиздат, 1939.— 8. Ляйман Э. М., Болезни рыб, причиняемые паразитическими червями, Снабтехиздат, 1934.— 9. Щербина А. К., Профилактика и санитария в рыбном хозяйстве, ВНИОРХ, 1939.— 10. Braun M, Zur Frage des Zwischenwirtes von Bothriocephalus Brems, Zoologischer Anzeiger, Jahrgang IV, V, 1881—1882.— 11. Braun M, Physikalische und biologische Untersuchungen im westlichen Teile des Finnischen Meerbusens, Archiv f. d. Naturkunde Liv-, Ehst- u. Kurlands, Ser. II, Bd. X, H. 1, Dorpat, 1884.— 12. Mühlen M. u. Schneider G., Der See Wirzjerw in Livland, Archiv f. d. Naturkunde d. Ostbaltikums, Bd. XIV, Lief. 1, Dorpat, 1920.— 13. Reinvaldt E., Kalade suremisest Võrtsjärves 1939. a. kevadel, Eesti Kalandus, nr. 8/9, Tallinn, 1939 — 14. Schneider G., Der Obersee bei Reval, Archiv für Biontologie, Bd. II, H. 1, Berlin, 1909.— 15. Schneider G., Taube E. u. Stoll F., Die biologische Station Kielkond auf Oesel, Arbeiten des Naturforscher-Vereins zu Riga, H. 13, Riga, 1911.— 16. Treimann R., Linnuroni levimisest Tamulas, Eesti Kalandus, nr. 3, Tallinn, 1938

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 4

ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ АЗИАТСКОЙ САРАНЧИ (LOCUSTA MIGRATORIA L.) В СВЯЗИ С НЕКОТОРЫМИ УСЛОВИЯМИ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Е. М. ШУМАКОВ и Л. А. ЯХИМОВИЧ

Лаборатория прогнозов размножения массовых вредителей сельскохозяйственных культур Института защиты растений Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина

Введение

Когда говорят об экологии какого-либо вида насекомых, обычно имеют в виду экологию активных стадий (личинка, имаго). Между тем и неактивные стадии (яйцо, куколка) насекомых имеют свои особенности взаимоотношений со средой, свои специфические требования к отдельным факторам. У азиатской саранчи в пределах нашей страны стадия яйца длится 8—9 месяцев, занимая, таким образом, две трети годичного цикла развития. Вследствие того, что весь этот период яйца саранчи находятся в почве, отношение их к факторам среды оказывается совершенно отличным от условий существования личинок и имаго, ведущих наземный образ жизни. В процессе развития азиатской саранчи имеет место, таким образом, последовательная смена условий обитания, приуроченная к переходу от одной стадии развития к другой: яйца развиваются в почве, личинки ведут открытый наземный образ жизни, имаго в значительной мере связаны с воздушной средой, совершая длительные перелеты.

Неизученность условий развития яиц азиатской саранчи явилась причиной, побудившей нас предпринять настоящее исследование. Вопросы, связанные с эмбриональным развитием азиатской саранчи, имеют практическое значение. Масштабы истребительных мероприятий против этого опасного массового вредителя планируются на основании данных осенних обследований залежей кубышек. Такая система учета и планирования мероприятий по борьбе с саранчой, широко принятая в течение многих лет в нашей стране, основана, однако, на допущении, что зимующий запас остается неизменным и весенние обследования залежей кубышек носят лишь контрольный характер, ограничивающийся выяснением вопроса: не затоплены ли кубышки водой или не наблюдается ли их массовая гибель от каких-то других причин? Естественно, что таких данных оказывается недостаточно для построения научно обоснованного прогноза размножения азиатской саранчи, так как вопрос о судьбе зимующего запаса саранчи остается фактически нерешенным. В значительной мере нерешенными являются проблемы морозостойкости яиц саранчи, влияния затопления кубышек как фактора их гибели и, наконец, вопрос о причинах диапаузы яиц у азиатской саранчи.

Вопросу холодостойкости яиц азиатской саранчи посвящены были недавно работы Лозина-Лозинского [6] и Замбина [3]. Оба эти исследователя придают важное значение гибели яиц от зимних морозов и считают, что вымерзание яиц является одним из факторов, регулирующих численность саранчи. Однако вряд ли этот вывод имеет прочное основание, поскольку в широкой практике такие случаи гибели кубышек являются скорее редким исключением. Работы Лозина-Лозинского и Замбина,

затрагивая интересные физиологические вопросы, однако, в значительной мере обесцениваются отсутствием точного учета стадий эмбрионального развития яиц, с которыми имели дело авторы. Особенно это относится к работе Лозина-Лозинского, у которого характеристика эмбрионального развития дается в таких общих выражениях, как «сегментация», «диапауза», «развитие».

В отношении влияния водного режима на развитие яиц азиатской саранчи почти нет точных экспериментальных данных, несмотря на крайне важную роль этого фактора в динамике саранчи. Полевые наблюдения Предтеченского [9] показали, что гибель кубышек от затопления происходит лишь в том случае, если затоплению подвергаются яйца с вполне развитым зародышем — перед отрождением личинок. На яйца же с зародышем на ранних стадиях развития затопление не оказывает вредного влияния. Олсуфьев [7] решительно подчеркнул влияние водного режима гнездилищ саранчи на массовое размножение этого вида. Это положение в настоящее время получило многочисленные подтверждения и как общепринятый факт вошло в учебники. Бей-Биенко [1] прямо указывает, что в южных очагах азиатской саранчи основным регулирующим фактором ее динамики является водный режим плавней и что колебания численности саранчи связаны с гибелью кубышек в результате затопления их водой.

Между тем механизм влияния водного режима выяснен недостаточно. Известны многочисленные случаи отрождения саранчи из кубышек, длительный период находившихся под водой. Так, в 1946 г. на Ала-Кульских озерах (Восточный Казахстан) нами наблюдались случаи отрождения личинок до начала августа, по мере того как залежи кубышек освобождались от воды. Все эти факты показывают, что вопрос о причинах массового размножения азиатской саранчи в значительной мере принимает характер гидрологической проблемы.

Еще более неясным является вопрос о диапаузе яиц у азиатской саранчи. Уваров [11], основываясь на старых работах Плотникова [8], считал, что стадная фаза азиатской саранчи дает яйца, развивающиеся с обязательной диапаузой, тогда как яйца одиночной фазы развиваются без диапаузы. Этот взгляд в дальнейшем был опровергнут. Олсуфьев [7] привел ряд фактов, противоречащих этому положению. Лозина-Лозинский [6] и Бей-Биенко [1] считают, что у азиатской саранчи вообще отсутствует эмбриональная диапауза и что остановка развития яиц, отложенных в конце лета, вызывается недостатком тепла. Факт развития яиц тропической расы азиатской саранчи (Locusta migratoria migratorioides R. et F.) без диапаузы прочно установлен многочисленными авторами. Гамильтон (Hamilton [18]) нашел, что при 35° яйца этой формы отрождаются через 12—13 дней после откладки. Рунвол (Roonwal [20]) также сообщает, что нормальный ход эмбрионального развития у этой же расы завершается при 33° в 13 дней. Между тем яйца южной расы азиатской саранчи (L. migratoria migratoria L.), отложенные в августе, как правило, не дают отрождения в год откладки, несмотря на то, что температурные условия еще длительный срок остаются достаточно высокими.

Вопросу о причинах диапаузы яиц у различных видов саранчовых посвящена значительная литература, насчитывающая около 150 названий. Литературные данные показывают, что у различных представителей этого подотряда имеются все переходы от развития без диапаузы до наличия обязательной стадии покоя, которая сохраняется длительный период и не поддается устранению при изменении внешних условий (Андреварта, Andrewartha [13, 14]). Наряду с этим для некоторых видов, например для американской Melanoplus differentials Thos., установлено, что диапауза яиц может быть устранена действием ряда факторов: длительным охлаждением (0—10°), центрифугированием, содержанием в атмосфере азота, обработкой ксилолом и другими растворителями и т. д. Обсуждение этой проблемы привело к весьма противоречивым результатам и самым разнохарактерным объяснениям сущности явления диапаузы яиц. Резюмируя данные этих многочисленных работ по диапаузе яиц у саранчовых, можно выделить три основных направления в объяснении этого явления.

Андреварта [13, 14] считает, что в развитии яиц саранчовых следует различать два отдельных процесса: один процесс — это рост и развитие эмбриона; другой процесс связан с «созреванием» желтка, который благодаря этому становится доступным как источник питания для эмбриона и как подходящая среда для завершения процесса переворота зародыша. В яйцах саранчовых, развивающихся без диапаузы (например, у Chortoicetes termenifera Walk. и Schistocerca gregaria Fosk.) оба эти процесса активно протекают при одних и тех же температурных условиях. У других же видов, как, например, кобылки Austroicetes cruciata Sauss. и Circotettix verruculatus Kirby, эти два процесса, хотя и тесно связаны в онтогенезе эмбриона, требуют, однако, совершенно различных температур для своего нормального течения. Температурный оптимум «созревания» желтка лежит ниже порога развития эмбриона, в результате чего яйца этих кобылок для завершения своего развития требуют охлаждения на определенном этапе их развития. Взгляды Андреварта не подтверждены прямыми физиологическими исследованиями.

Слайфер (Slifer [21]) пришла к выводу, что диапауза яиц Melanoplus differentialis Thos. обусловливается поступлением воды внутрь развивающегося яйца. Оболочка яйца саранчовых является не проницаемой для воды, и последняя может поступать в яйцо лишь через мелкие каналы особой «гидропильной зоны» на нижнем конце яйца. Гидропильные каналы свежеотложенных яиц оказываются закупорен-

ными восноподобным веществом, которое может быть растворено ксилолом, бензином и тому подобными растворителями. Обработка яиц этими веществами приводит к быстрому устранению диапаузы и заметно сказывается на увеличении поглощения воды яйцом, а также на отдаче ее путем испарения. Действие указанных растворителей локализовано именно в гидропильной зоне яйца. В естественных условиях восноподобная пробочка гидропильных канальцев исчезает со временем под влиянием разрушающего воздействия смены температур и деятельности микроорганизмов.

Третья попытка объяснения сущности диапаузы яиц у саранчовых принадлежит Бодину (Bodine [15]). Он высказал предположение, что задержка развития яиц обусловливается наличием какого-то физико-химического или физико-генетического «фактора X», накопление которого и вызывает диапаузу на определенной стадии развития яиц. «Фактор X» очень чувствителен к низким температурам и может быть полностью разрушен или подавлен соответствующей экспозицией при температурах ниже нуля развития. Медленное постепенное разрушение фактора диапаузы может происходить и при постоянных температурах выше нуля развития, но требует срока в несколько месяцев. Однако, несмотря на то, что с тех пор Бодин и его сотрудники провели многочисленные исследования по физиологии и биохимии яиц саранчовых в надежде связать «фактор X» с каким-либо определенным биохимическим веществом, их попытки не дали никакого результата. Работы Бодина еще раз убеждают в полной бесплодности формальногенетических поисков внутренних факторов, вызывающих диапаузу.

С чисто морфологической стороны эмбриональное развитие азиатской саранчи изучено достаточно подробно благодаря работам Иванова [4] и Рунвола [20]. Однако и чисто морфологического изучения процесса развития яйца совершенно недостаточно для решения практических задач, связанных с прогнозом размножения этого вида, хотя морфологическая характеристика эмбрионального развития и составляет необходимую канву для изучения развития яйца. Исходя из этого, мы, приступая к данной работе, поставили своей задачей восполнить этот пробел и проследить ход эмбрионального развития азиатской саранчи на фоне определенных условий внешней среды. При этом мы попытались выявить основные этапы эмбрионального развития, характеризующиеся не только морфологическими, но и физиологическими особенностями. Естественно, что наибольший интерес представлял этап, на котором имеет место диапауза яиц азиатской саранчи. Такой подход к изучению эмбрионального развития позволил выявить некоторые особенности этого процесса, которым ранее не придавалось значения.

Методика исследования

Непрозрачный поверхностный слой оболочки яйца — хорион — не позволяет вести наблюдения за ходом развития зародыша. Смачивание яйца ксилолом позволило сравнительно легко освобождать яйца от хориона, который, после обработки ксилолом, отстает от лежащей под ним желточной или вителлиновой оболочки и легко счищается (соскабливается) с яйца. Остающаяся оболочка яйца, имеющая слоистый характер, настолько прозрачна, что позволяет хорошо видеть зародыш, делать зарисовки его при помощи рисовального прибора и даже микрофотографировать.

Некоторую трудность представляет резка на микротоме залитых в парафин яиц азиатской саранчи, как известно, очень богатых желтком. Желток при фиксации (нами применялся спиртовый фиксатор Буэна) и проводке через спирты при заливке в парафин сильно уплотняется и крайне плохо пропитывается парафином. Для размягчения применялся терпеноол в качестве промежуточной среды перед заливкой яиц в парафин (Роскин [10]).

Для дифференцированной окраски оболочки, желтка, ткани зародыша и т. д. мы применяли кислый фуксин в комбинации с метиловым зеленым. Способ окраски следующий. Освобожденные от парафина и подготовленные к окраске препараты окрашивались в 0,25% кислом фуксине, затем переносились в 1% фосфорно-молибденовую кислоту и, наконец, в 0,1% метиловый зеленый. При перенесении препарата из одного раствора в другой производится промывка его в воде. В каждом красителе препарат находился 1—3 минуты. Препараты заключались в бальзам обычным порядком.

Описанный метод дает четкое дифференцированное окрашивание. Хорион окрашивается в малиновый цвет, лежащая под ним желточная оболочка — в зеленоватый. Очень четко в фиолетово-синий цвет окрашивается серозa, за счет сочетания фиолетового окрашивания ядер и синеватого окрашивания протоплазмы серозных клеток. Аналогично в фиолетово-синеватый цвет окрашиваются ткани зародыша. Желток окрашивается различно, в зависимости от его состояния. Крупные комки желтка окрашиваются в малиновый цвет, а мелкоструктурный «разжиженный» желток кра-

сится в зеленоватый цвет. Ядра желточных клеток — вителлофагов — окрашиваются в фиолетовый цвет, хорошо выделяясь на фоне желтка.

Для нормального развития яиц важно поддерживать высокую влажность среды. Придавая особое значение контактной влажности, мы содержали яйца саранчи в кристаллизаторах на фильтровальной бумаге, обильно увлажненной, следя за тем, чтобы гидропильный конец яйца имел контакт с мокрой бумагой.

Условия эмбрионального развития азиатской саранчи

В природных условиях умеренной зоны развитие яиц азиатской саранчи обычно протекает следующим образом. Отложенные в августе — сентябре яйца, тотчас после откладки начинают развиваться. Развитие зародыша идет очень быстро и уже спустя 8—10 дней зародыш достигает состояния, изображенного на рис. 5, *а*. В этот момент зародыш занимает примерно две пятых длины яйца и имеет ясно выраженную сегментацию всего тела и сформированные придатки головы и груди. Голова зародыша почти упирается в нижний конец яйца. Однако на этом развитие зародыша останавливается — наступает диапауза, и на этой стадии равития яйцо уходит в зимовку. Весной, с наступлением потепления, диапауза прекращается, развитие вновь идет быстрыми темпами: зародыш несколько отходит от нижнего конца яйца и начинает переворачиваться головой к противоположному, верхнему концу яйца (бластокинез), после чего быстро вырастает в длину, занимая под конец все пространство яйца (рис. 5, *м*). Отрождение обычно наступает в конце мая — начале июня. Из сказанного ясно, что самый процесс развития зародыша протекает в сравнительно небольшой отрезок времени, бо́льшую же часть стадии яйца занимает период диапаузы.

Таким образом, весь процесс развития яйца азиатской саранчи естественно разделяется на три периода: 1) ранний период эмбрионального развития до диапаузы, 2) период диапаузы, 3) период после диапаузы.

Полученные нами в лабораторных условиях яйца азиатской саранчи, помещенные сразу после их откладки (в конце июля) в температуру 30°, достигали стадии диапаузы через 6 дней. В этом состоянии яйца пребывали 3 месяца и только после выдержки в низких температурах (0—6°) выходили из диапаузы. После такого охлаждения (в течение месяца) яйца, при температуре 30°, давали отрождение на 9-й день. Охлаждение яиц сразу после откладки (также в течение месяца при 0—6°) не оказывает влияния на прохождение диапаузы, и для продолжения развития требуется повторное охлаждение яиц в период диапаузы. Учитывая, что яйца тропической расы азиатской саранчи (L.mig. migratorioides R. et F.) могут развиваться без диапаузы, можно предполагать, что наличие диапаузы у L. m. migratoria L. обусловливается, влиянием условий существования.

Для ряда тропических форм саранчовых, яйца которых обычно развиваются без диапаузы, известны случаи длительной задержки отрождения в периоды засухи. У южноафриканской бурой саранчи (Locustana pardalina Wlk.) яйца могут сохраняться живыми в сухой почве несколько лет (Faure [17]), у пустынной саранчи (Schistocerca gregaria Forsk.) — до 80 дней; после этого они нормально развиваются и отрождаются, если почва увлажняется. В связи с этим в тропических странах чередование сезонов дождей и засух определяет годичный цикл и число поколений этих видов саранчовых. Это обстоятельство наводит на мысль о важной роли воды, как условия, необходимого для развития яйца. Очевидно, что для яиц, пребывающих в почве, дело сводится к обеспеченности их контактной влажностью.

Как известно, яйца саранчовых для развития требуют поступления извне не только кислорода, но и воды. В то же время, в условиях низкой влажности, яйца саранчи быстро отдают воду. По данным

Замбина [3], яйца азиатской саранчи, при содержании их в атмосфере 26%-ной относительной влажности и при температуре 22—24°, через 5 дней теряли от 7 до 23,5% веса за счет испарения воды. В то время как сухой вес яиц по мере их развития падает, содержание воды в них увеличивается. Замбин указывает, что за период от диапаузы до отрождения сухой вес яйца падает на 17,1%, в то же время содержание воды в нем возрастает с 51—72 до 76,36%. Аналогичные данные приводит Рунвол [19] для L. mig. migratorioides R. et F.: у свежеотложенных яиц вода составляет 51,92 ± 3,53%, а у готовых к отрождению — 82,36 ± 2,14%, в то время как сухой вес падает с 0,003 до 0,0024 г, т. е. на 20%. В связи с поглощением воды живой вес яиц увеличивается с 0,0063 г в момент откладки до 0,014 г к моменту отрождения, т. е. больше чем в два раза.

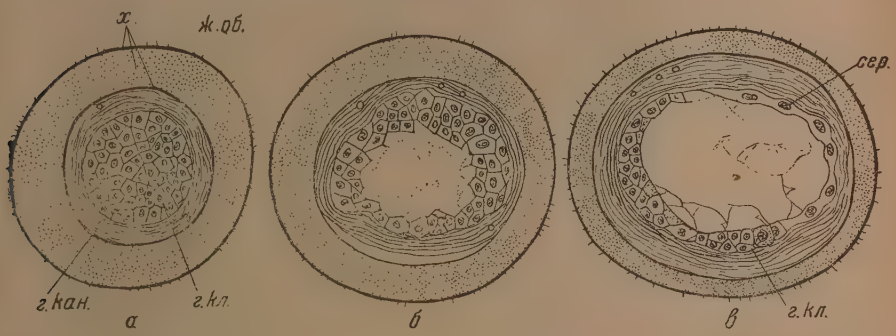

Рис. 1. Последовательные срезы через гидропильный конец яйца азиатской саранчи. Окраска железным гематоксилином Гейденгайна

х. — хорион, *ж. об.* — желточная оболочка, *г. кан.* — гидропильные канальцы, *г. кл.* — гидропильные клетки, *сер.* — серозa

Важная роль воды в развитии яйца саранчовых подчеркивается еще и тем, что у них имеется особый специализированный аппарат водоснабжения яйца, называемый гидропиле. Гидропильный аппарат расположен на нижнем конце яйца, где закладывается зародышевая полоска и где находится голова эмбриона на ранних стадиях его развития. Он представляется в виде бугорковидного возвышения оболочек яйца, ограниченного кольцевой бороздкой. По бороздке расположен ряд тонких косых канальцев в количестве от 35 до 43 (Рунвол [19]), пронизывающих оболочку, благодаря чему обеспечивается проникновение воды через оболочку яйца. Эти канальцы связаны со скоплением серозных клеток, имеющимся на этом полюсе яйца. Указанное скопление гидропильных клеток (называемых нами так за их связь с гидропиле) представляет собой тот «загадочный» эмбриональный орган, который носит название индузиум (рис. 1).

Не случайным предоставляется расположение яиц в кубышке. Яйца в кубышке азиатской саранчи располагаются таким образом, что гидропильный конец их непосредственно касается стенки кубышки, чем обеспечивается контакт яйца с почвенной влагой. Расположение яиц в четыре ряда обусловливается парным строением яичника: наличием двух яйцеводов, в каждый из которых открывается по два ряда яйцевых трубок. Находящееся еще в яйцевой трубке яйцо расположено более суженным — гидропильным концом по направлению к яйцеводу. Так, гидропильным концом вперед, яйца поступают в яйцевод и откладываются, в результате чего в кубышке яйца располагаются так, что гидропильный конец оказывается обращенным вниз. Сами яйца распо-

лагаются косо по отношению к продольной оси кубышки. Вследствие этого оказывается, что на ранних стадиях развития зародыш лежит в яйце головой вниз и лишь после переворота принимает положение головой кверху, чем обеспечивается нормальный выход на поверхность почвы отрождающегося саранчука.

Необходимость для развивающегося яйца поступления воды извне стоит в связи с отношением яиц к затоплению. Специально поставленными опытами нами было установлено, что нормальное развитие зародыша в яйце может протекать и в том случае, когда яйца находятся под водой. На рис. 2 представлены сроки развития шести яиц, помещённых под воду в состоянии диапаузы и содержавшихся так (при температуре 25°) до заполнения зародышем всей полости яйца и близкого отрождения. Выход из диапаузы, переворот и дальнейшее развитие эмбриона протекали в сроки, примерно соответствующие срокам развития яиц на влажной бумаге. Однако, как показали дальнейшие наблюдения, отрождение личинок под водой происходить не может, и готовые к отрождению эмбрионы погибают, в большинстве случаев потому, что не могут прорвать оболочку яйца. Отсюда становятся понятными фактические данные, касающиеся судьбы запаса яиц азиатской саранчи, попавших под действие весеннего затопления, в частности наблюдения Предтеченского [9]. Если срок затопления не превышает промежутка времени, требующегося при данных температурных условиях на завершение развития яиц, то затопление ни в какой мере не оказывается губительным для яиц. Яйца, попавшие под затопление до начала их весеннего развития, т. е. находящиеся в состоянии диапаузы, могут переносить затопление в течение нескольких месяцев и после спада воды давать нормальное отрождение. Невозможность отрождения под водой объясняет причину гибели яиц, затопленных на поздних стадиях эмбрионального развития. Чрезвычайно интересным с общебиологической точки зрения является этот факт наличия у таких наземных насекомых, как саранчовые, одной из стадий их развития (яйцо), вполне адаптированной к развитию в условиях водной среды.

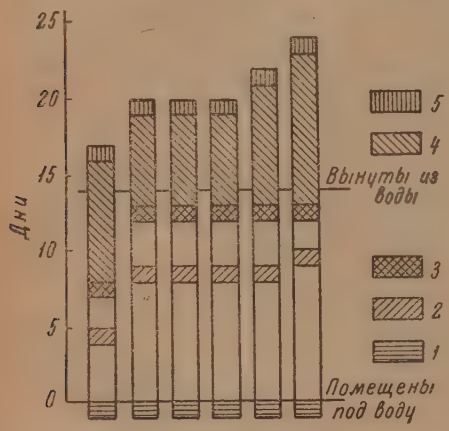

Рис. 2. Длительность развития под водой яиц из одной кубышки

1 — диапауза, *2* — переворот, *3* — зародыш в три четверти яйца, *4* — зародыш во все яйцо, *5* — отрождение

Способность яиц нормально развиваться под водой не является специфической особенностью азиатской саранчи, как насекомого, обитающего в плавнях; это общая черта биологии всех саранчовых, а также, вероятно, и всех других насекомых, откладывающих яйца в почву. Данное обстоятельство подкрепляет мысль Гилярова [2] о том, что в процессе эволюции почва была промежуточной средой при переходе беспозвоночных животных от водного к наземному образу жизни. При развитии под водой дыхание яйца осуществляется, очевидно, без всякой связи с атмосферным кислородом, и, несмотря на это, нормальное развитие зародыша обеспечивается каким-то образом кислородом. Вопрос об источнике кислорода, потребляемого развивающимся яйцом, равно как и о механизме дыхания яйца остается нерешенным и представляет одну из интереснейших физиологических проблем для дальнейшего исследования.

Ранний период эмбрионального развития

В течение периода эмбрионального развития от откладки до впадения в диапаузу в яйце протекают процессы дробления яйцеклетки, образования бластодермы, позднее дифференцирующейся на зародышевую полоску и внезародышевую бластодерму — серозную оболочку яйца. С обособлением зародышевой полоски начинается процесс первичного бластокинеза, выражающийся в незначительном погружении зародышевой полоски в желток и образовании при этом второй зародышевой оболочки — амниона. В начале этого процесса амнион первично спаян с серозой, однако позднее происходит обособление амниона от серозы, в результате чего зародыш оказывается заключенным в замкнутую амниотическую полость, погруженную в желток. На этом этапе наступает диапауза.

Все ранние стадии эмбрионального развития проходят у нижнего (гидропильного) конца яйца, что определяется положением ядра яйцеклетки, расположенного здесь в утолщенном поверхностном слое протоплазмы. Процесс эмбрионального развития начинается с дробления, которое в богатых желтком яйцах азиатской саранчи протекает по типу поверхностного дробления. В результате, примерно через 12 часов развития при 33°, когда можно насчитать уже более 200 ядер, последние оказываются расеянными в массе желтка нижней половины яйца. Во вторую половину первых суток развития яйца начинается постепенное перемещение ядер с окружающей их протоплазмой на периферию яйца. Примерно через сутки (при 33°) после момента откладки завершается формирование сплошного слоя бластодермы, образующей один слой под оболочкой яйца. Не все ядра, находящиеся в желтке, выходят на периферию яйца. Часть их, с прилегающими участками протоплазмы, остается в глубине желтка. Это так называемые желточные клетки или вителлофаги, которым приписывается способность перерабатывать и усваивать желток. Наличие вителлофагов в желтке отмечается и на более поздних стадиях эмбрионального развития, вплоть до момента полного потребления желтка.

Вблизи гидропильного конца яйца в бластодерме обособляется зародышевая полоска, клетки которой приобретают столбчатую форму и начинают быстро делиться. Показателем начинающейся гаструляции, т. е. дифференцировки зародышевых пластов, служит появление на зародышевой полоске продольной бороздки. В это же время отмечается опускание зародышевой полоски в желток и образование амниона в виде оболочки с более мелкими ядрами, прикрывающей зародышевую полоску со стороны оболочек яйца (будущая брюшная сторона зародыша). Немногим позднее и с другой стороны зародышевой полоски (спинной), до сих пор непосредственно прилегавшей к массе желтка, образуется также оболочка, гистологически неотличимая от амниона, называемая провизорной спинной оболочкой (Рунвол [20]). Обе эти оболочки образуются как выросты бокового края зародышевой полоски, которая оказывается, таким образом, заключенной в обособленную от желтка замкнутую полость, заполненную амниотической жидкостью. Образование оболочки со спинной стороны зародыша является специфической особенностью эмбрионального развития саранчовых и у других насекомых не наблюдается. Образование этих зародышевых оболочек заканчивается в течение третьих суток развития при 33°, когда у зародыша заметна уже сегментация тела и появление придатков головы и груди, а также наличие стомодеального и проктодеального впячиваний (**зачатки передней и задней кишки**).

После погружения зародышевой полоски и образования амниона сероза над ними смыкается, так что поверхность яйца под оболочкой оказывается выстланной сплошным слоем серозных клеток с характер-

ными крупными, редкими ядрами. Гистологические картины с очевидностью указывают на тесную связь между желточной оболочкой яйца и подстилающей ее серозой. Внутренний волнистый край желточной оболочки обусловливается строением клеток серозы: выемки в оболочке соответствуют крупным ядрам серозы. Вблизи гидропильного конца яйца сероза образует многослойное скопление клеток — индузиум.

Подробные данные о ходе эмбрионального развития и органогенеза зародыша азиатской саранчи можно найти в работах Иванова [4] и Рунвола [20].

Период диапаузы яйца

Диапауза наступает, таким образом, в момент, когда развитие зародыша продвинулось довольно далеко (рис. 5, *а*). Однако формирование внутренних органов в это время еще далеко не завершено. Так, например, пищеварительный тракт фактически отсутствует, имеются лишь слепые впячивания передней и задней кишек, средняя же кишка отсутствует и образуется много позже, после переворота зародыша. Стенки тела зародыша сформированы лишь с брюшной стороны и с боков, в то время как спинная сторона не сформирована и закрыта лишь провизорной спинной оболочкой, впоследствии исчезающей. В связи с этим отсутствует и спинной сосуд (сердце), также образующийся после переворота (бластокинеза). Совершенно не развита также и трахейная система. Внутреняя дифференцировка зародыша сводится главным образом к наличию целомических полостей в каждом сегменте и элементов нервной системы — головного мозга и ганглиев брюшной цепочки.

Механизм впадения в диапаузу, как показывают наши исследования, сводится к полному обособлению друг от друга спаянных до того зародышевых оболочек — серозы и амниона, в промежуток между которыми проникает разжиженный желток и даже отдельные комки его. Таким образом, зародыш, теряя связь с серозой, тем самым оказывается изолированным от гидропильного аппарата яйца. Интересно, что в период диапаузы резко падает и интенсивность дыхания яйца, что, вероятно, также находится в связи с обособлением амниона от серозы. Изменяется также и самый характер дыхания. Как показали исследования Бодина [16], цианистый газ не оказывает угнетающего действия на дыхание диапаузирующих яиц, а окись углерода оказывает стимулирующее действие на дыхание, если давление кислорода в смеси газов достаточно для поддержания нормального газообмена. Иначе говоря, действие этих газов на диапаузирующие яйца оказывается противоположным тому, которое они оказывают на развивающиеся яйца.

Факт обособления амниона от серозы был известен и другим авторам. Так, например, Рунвол [20] пишет об этом, но не придает этому значения, поскольку он имел дело с тропической расой саранчи, яйца которой развиваются без диапаузы, и указанное явление длится короткий промежуток времени. Не придал значения обособлению амиона от серозы в период диапаузы и Иванов [4], хотя он имел дело с расой азиатской саранчи, имеющей эмбриональную диапаузу, и специально обсуждал вопрос о диапаузе у насекомых.

Выход из диапаузы бывает связан с образованием вторичной серозо-амниотической спайки, следствием чего является начало процессов бластокинеза. На рис. 3 и 4 дано сравнительное положение зародыша и оболочки в яйце, иллюстрирующее сказанное выше. Таким образом, с морфологической точки зрения период диапаузы представляет собой один из этапов развития (разрыв первичной серозо-амниотической спайки), который имеется и у яиц, равивающихся без диапаузы. Однако у последних этот этап очень кратковремен, тогда как у яиц, впадающих в диапаузу, он может длиться несколько месяцев. Вообще же явление диа-

паузы яйца представляет собой проблему физиологического характера, требующую специального рассмотрения и выходящую за пределы темы настоящей статьи.

Рис. 3. Поперечный срез через яйцо в состоянии диапаузы. Зародыш в обособленной амниотической полости (срез на уровне стомодеума). Дифференцированная окраска (фуксин-молибденовая кислота — метиловый зеленый).

пер. ж. — перивителлиновая жидкость, *ам.* — амнион, *ам. п.* — амниотическая полость, *вит.* — вителлофаги, *пр. об.* — провизорная спинная оболочка, *ст.* — стомодеум, *ж* — комки желтка. Остальные обозначения, как на рис. 1

Рис. 4. Поперечный срез через яйцо в состоянии выхода из диапаузы. Образовалась серозо-амниотическая спайка зародышевых оболочек (срез на уровне стомодеума). Окраска, как на рис. 3

с. + ам. — серозо-амниотическая спайка. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 3

Период развития яйца после диапаузы

Этот период развития яйца можно разбить на три этапа: 1) выход из диапаузы, 2) разрыв эмбриональных оболочек и переворот зародыша (бластокинез), 3) развитие после переворота, заканчивающееся отрож-

дением. Положение зародыша в яйце, его форма и размеры, строение внутренних органов подвергаются в этот период особенно резким изменениям.

Внешним проявлением прекращения диапаузы и приближения процесса бластокинеза является накопление под оболочкой яйца, вблизи гидропильного конца, прозрачной перивителлиновой жидкости. У диапаузирующих яиц серозная оболочка везде плотно прилегает к желточной (вителлиновой) оболочке яйца. В момент выхода из диапаузы над головой зародыша, в связи с накоплением перивителлиновой жидкости, сероза постепенно отслаивается и все далее отходит от оболочки яйца. Промежуток между отходящей серозой и оболочкой яйца становится совершенно прозрачным и резко отличен от остальной части яйца, заполненной желтком. Создается впечатление, что в яйце накапливается чистая вода. На самом же деле перивителлиновая жидкость содержит по данным Сляйфер [21] значительное количество белков, показателем чего служит положительная биуретовая реакция этой жидкости, коагуляция ее 95% алкоголем и образование белого осадка при кипячении с водой. Сляйфер предполагает, что осмотическое давление растворимых белков этой жидкости обеспечивает проникновение воды в яйцо, количество которой в яйце, как известно, значительно возрастает именно после выхода яйца из диапаузы. По мере накопления перивителлиновой жидкости замечается, что зародыш постепенно отодвигается от гидропильного конца, так что его голова оказывается на уровне примерно четверти или трети яйца (рис. 5, *б*, *в*). При этом сероза остается связанной с индузиумом, т. е. с гидропильным полюсом яйца, приобретая вид конусообразного чехла над зародышем, ясно заметного при рассматривании в проходящем свете (под бинокуляром) на фоне прозрачной перивителлиновой жидкости. Стенки этого серозного конуса постепенно спадают, превращаясь в конце концов в тонкий тяж, связывающий зародыш с гидропиле. С другой стороны, все большее отхождение серозы от стенок яйца приводит к явлению, имеющему решающее значение,— происходит соприкосновение стенок серозы и амниона и образование вторичной серозо-амниотической спайки. Этот момент оказывается критическим, зародыш начинает перистальтически сокращаться от заднего к головному концу, следствием чего является обрыв серозного тяжа от гидропиле и разрыв зародышевых оболочек в месте их спайки.

Процесс переворота зародыша сводится к освобождению его от зародышевых оболочек, перемещению в перивителлиновую жидкость и развороту на 180°, так, что в результате голова зародыша оказывается обращенной к верхнему концу яйца, а конец брюшка упирается в нижний (гидропильный) полюс. Первоначально зародыш, запрокинув голову назад и активно двигаясь, выбирается через образовавшийся разрыв оболочек в перивителлиновую жидкость (рис. 5, *г*). Затем, перегибаясь через спину (рис. 5, *д*) и продолжая двигаться, зародыш вытягивает из оболочек и задний конец тела (рис. 5, *е*). В результате этого процесса зародыш оказывается перемещенным из амниотической полости, заполненной амниотической жидкостью, в перивителлиновую жидкость, которая теперь для него является питательной средой. Спинная сторона зародыша остается в тесном контакте с массой желтка, от которой его продолжает отделять провизорная спинная оболочка. Когда переворот закончен (рис. 5, *ж*), зародыш занимает не более половины длины яйца и по длине он в это время немногим больше, чем диапаузирующий зародыш.

Процессы переворота, сопровождающиеся активными перистальтическими сокращениями зародыша, протекают сравнительно быстро: при температуре 30—33° процесс обычно заканчивается менее чем за сутки (17—20 часов).

Закончив переворот, зародыш начинает быстро расти, втягивает внутрь тела желточный мешок, и к моменту отрождения, наступающему при температуре 30—33° на 7-й день после переворота, зародыш занимает все яйцо (рис. 5, *м*), упираясь головой в его верхний полюс. На этом этапе эмбрионального развития, т. е. с момента окончания переворота и до отрождения зародыша, завершается формирование пищеварительной, трахейной и кровеносной систем, а также закрывается

Рис. 5. Схематическое изображение развития зародыша азиатской саранчи

а — диапауза, *б*, *в* — выход из диапаузы, *г*, *д*, *е* — переворот, *ж* — зародыш сразу после переворота, *з* — то же, вид со спинной стороны, *и*, *к*, *л* — развитие после переворота (вид со спинной стороны зародыша), *м* — зародыш во все яйцо. Обозначения, как на предыдущих рисунках

спина — формируются тергиты. Не касаясь всех процессов органогенеза, имеющих место после переворота зародыша, остановимся лишь на тех, которые представляются внешне наиболее показательными.

Крайне интересным представляется переход зародыша от питания желтком, находящимся вне зародыша (экстраэмбриональное питание), к внутреннему питанию, осуществляющемуся за счет втянутого внутрь зародыша желточного мешка. Происходит это следующим образом. В период переворота и после его окончания края тела зародыша продолжают оставаться связанными с амниотической оболочкой, которая в свою очередь связана с серозной оболочкой (остаток вторичной спайки). В результате переворота желточный мешок оказывается расположенным за спиной (где он одет амнионом) и над головой зародыша (где его

одевает сероза) и, кроме того, он оказывается связанным со слепым концом проктодеума. Провизорная спинная оболочка вследствие сокращения зародыша по его длине опускается внутрь тела, и на нее ложится втягивающаяся часть желточного мешка (провизорная средняя кишка). Таким образом, в первое время после переворота спина зародыша представляется широко открытой (рис. 5, *з*), но затем края тела зародыша начинают сходиться и при частичном участии амниона образуют дефинитивную спинную стенку зародыша (рис. 5, *и*). По мере роста зародыша желточный мешок все более втягивается внутрь зародыша, а количество еще не втянутого желтка, находящегося над головой зародыша, постепенно уменьшается (рис. 5, *и*, *к*). Наконец над головой зародыша остается лишь незначительное количество желтка и остатки зародышевых оболочек, в виде массы дегенерирующих серозных клеток (рис. 5, *л*) [1]. Этот остаток желточного мешка (в некоторых литературных источниках называемый дорзальным органом) втягивается через щелевидное отверстие на голове, между глазами и лбом. Окончательное втягивание желточного мешка происходит уже на 2—3-й день после переворота при 30—33°. Втянутый внутрь желточный мешок становится провизорной средней кишкой, связанной вначале со слепыми концами стомодеума и проктодеума. Позднее, с прорывом слепых концов стомодеума и проктодеума, образуется непрерывный пищеварительный тракт.

Вопрос о формировании стенок средней кишки является одним из самых запутанных вопросов эмбриологии насекомых. Совершенно несомненно, что на разных этапах ее формирования средняя кишка бывает образована разными элементами (провизорная и дефинитивная средняя кишка).

Находящийся в кишечнике желток не весь используется в период эмбрионального развития, и зародыш отрождается с наличием в кишечнике остатка желтка. За счет этого желтка и существует саранчук первое время по отрождении, пока его ротовые органы не окрепнут и он не станет питаться.

Другим интересным моментом, имеющим место после переворота, является формирование спинного сосуда (сердца), идущего параллельно с образованием дефинитивной спинной стенки зародыша. Тотчас после переворота, когда спина зародыша еще широко раскрыта, уже замечаются ритмические сокращения стенок тела, вызывающие пульсацию полостной жидкости зародыша. Эта пульсация начинается на самых ранних этапах переворота, с появлением первых активных движений зародыша. В этот период еще нет сформированного спинного сосуда, однако тот же характер ритмических сокращений сохраняется до самых поздних стадий эмбрионального развития, когда уже имеется сердце. Спинной сосуд образуется за счет промежутка, остающегося между не вполне сошедшимися боковыми краями тела (рис. 5, *и*, *к*, *л*, *м*). Образование его идет постепенно в направлении от заднего конца тела к переднему.

Характерная ткань жирового тела обнаруживается у эмбриона вскоре после переворота, образуясь из стенок целомических мешков, появляющихся у азиатской саранчи еще к моменту впадения в диапаузу, в виде парных замкнутых полостей, имеющихся почти в каждом сегменте (всего 18 пар целомических мешков). После переворота стенки целомических мешков прорываются, образуя различные внутренние ткани (мускулатуру, гонады и т. д.), причем значительная часть стенок целома (так называемая соматоплевра) идет на формирование ткани жирового тела, теряющей метамерный характер и принимающей вид пленок, заполняющих полость тела. Таким образом, у саранчука уже

---

[1] Скопление клеток гидропильного аппарата (индузиум) сохраняется у нижнего полюса яйца вплоть до отрождения и сбрасывается вместе с оболочкой яйца.

к моменту отрождения жировое тело оказывается сформированным. Процесс формирования жирового тела у азиатской саранчи, описанный выше, представляется невозможным согласовать с взглядом Ларченко [5] на происхождение жирового тела лишь на личиночной стадии, за счет оседания форменных элементов гемолимфы.

Выводы

1. Весь процесс эмбрионального развития азиатской саранчи естественно разделяется на следующие периоды: 1) ранний период эмбрионального развития, 2) период диапаузы, 3) период развития после диапаузы, который следует подразделить на: а) выход из диапаузы, б) переворот зародыша (бластокинез) и в) развитие зародыша после переворота. Каждый из указанных периодов характеризуется своими морфологическими, анатомо-гистологическими и физиологическими особенностями развития.

2. В природных условиях нашей страны развитие яиц азиатской саранчи начинается сразу после их откладки, но наступающая диапауза задерживает дальнейшее развитие зародыша до весны следующего года. Проведенное изучение развития яиц азиатской саранчи и анализ литературных данных позволяют сделать заключение о решающем влиянии водного режима среды и связанного с ним водоснабжения яиц на ход эмбрионального развития и выход из диапаузы у азиатской саранчи.

3. Диапауза у азиатской саранчи имеет место на определенном этапе эмбрионального развития и внешне связана с явлением обособления амниона от серозы. Выход из диапаузы сопровождается накоплением перивителлиновой жидкости в яйце, за счет повышающегося поступления воды, что приводит к появлению вторичной серозо-амниотической спайки и к бластокинезу. Для решения вопроса о физиологических причинах диапаузы яиц саранчи необходимы дальнейшие исследования водного режима яйца, его дыхания, влияния низких температур и биохимических изменений желтка.

4. В условиях пребывания под водой развитие яиц азиатской саранчи протекает нормально; причиной гибели является невозможность отрождения личинок под водой. Таким образом, в природных условиях судьба запаса яиц азиатской саранчи, попавших под действие весеннего затопления, определяется состоянием эмбрионального развития к моменту затопления, скоростью развития при наличных температурных условиях среды и длительностью затопления.

Литература

1. Бей-Биенко Г. Я. и др., Сельскохозяйственная энтомология, Сельхозгиз, 1949.— 2. Гиляров М. С., Роль почвы в процессе перехода беспозвоночных от водного образа жизни к наземному и пути происхождения насекомых, Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1948.— 3. Замбин И. М., Холодостойкость яиц азиатской саранчи, Защ. раст., № 19, 1939.— 4. Иванов П. П., Общая и сравнительная эмбриология, Биомедгиз, 1937.— 5. Ларченко К. И., Специализация клеток крови насекомых как экологическая основа их развития и размножения, Вестн. защ. раст., № 4, 1940.— 6. Лозина-Лозинский Л. К. и Соколов С. С., К вопросу о холодостойкости яиц Locusta migratoria, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 1, 1938.— 7. Олсуфьев Н. Г., К вопросу о периодичности азиатской саранчи, Труды по защ. раст., сер. энтом., т. I, вып. 1, 1930.— 8. Плотников В. И., Locusta migratoria L. и L. danica L., как самостоятельные формы, и их производные, Узб. оп. ст. защ. раст., Ташкент, 1927.— 9. Предтеченский С. А., Саранчевые Нижнего Поволжья, Зап. Астрах. станции защ. раст., т. II, вып. 1, 1928.— 10. Роскин Г. И., Микроскопическая техника, М., 1946.— 11. Уваров Б. П., Саранча и кобылки, Промиздат, М.—Л., 1927.— 12. Франци А. М. и Дюков Н. Н., Осеннее отрождение азиатской саранчи в Дагестане в 1927 г., Труды по защ. раст., сер. энтом., т. I, вып. 1, 1930.— 13. Andrewartha H. G., Diapause in the eggs of Austroicetes cruciata with particular reference to the influence of temperature on the elimination of diapause, Bull. Ent. Res., vol. 34, p. 1, 1943.— 14. Andrewartha H. G., The influence of temperature on the elimination of diapause from the eggs of the race of Austroicetes

cruciata Sauss. occuring in Western Australia, Austr. Journ. Exper. Biol., Med. Sci., vol. 22, p. 1, 1944.— 15. Bodine J. H., Hibernation and diapause in certain Orthoptera, III, Diapause — a theory of its mechanism, Physiol. Zool., vol. 5 (4), 1932.— 16. Bodine J. H., The effect of cyanide on the oxygen consuption of normal and blocked embrionic cells (Orthoptera), Journ. Cell. a. Comp. Physiol., vol. 4, 1934.— 17. Faure J. C., The phases of Locusts in South Africa, Bull. Ent. Res., XXIII, p. 3, 1932.— 18. Hamilton A. G., The relation of humidity and temperature to the development of three species of African locust, Trans. R. Ent. Soc., vol. 85, 1936.— 19. Roonwal M. L., The growth-changes and structure of the egg of the African migratory locust, Locusta migratoria migratorioides R. et F. (Orthoptera, Acrididae), Bull. Ent. Res., vol. 27 (1), 1936.— 20. Roonwal M. L., Embryology of migratory locust, Philosoph. Trans., vol. 226, 1936; vol. 227, 1937.— 21. Slifer E. H., The effects of xylol and other solvents on diapause in the grasshopper egg, together with a possible explanation for the action of these agents, Journ. Exper. Zool., vol. 102 (3), 1946.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 4

ЗНАЧЕНИЕ ВЛАЖНОСТИ СРЕДЫ И ПИЩИ В ХОЛОДОСТОЙКОСТИ АМБАРНОГО ДОЛГОНОСИКА (CALANDRA GRANARIA L.)

Р. С. УШАТИНСКАЯ

Лаборатория морфологии беспозвоночных Института морфологии животных АН СССР и Всесоюзный научно-исследовательский институт консервной промышленности

Общие предпосылки

Бахметьев [1], изучая отношение насекомых к низким температурам, обратил внимание на зависимость, существующую между количеством воды, содержащейся в теле насекомых, и степенью их сопротивляемости холоду.

Позже эта зависимость была подтверждена наблюдениями ряда исследователей, установивших, что при уменьшении воды в организме насекомого повышается его сопротивляемость низким температурам (Остапец [9]; Пэйн, Payne [20]; Сахаров [10, 11]; Лозина-Лозинский [6—8]; Дитман и др., Ditman and oth. [18]). Пэйн, наблюдавшая уменьшение воды в теле насекомых в период подготовительный к зимовке, указала на это явление как на один из основных элементов «холодовой закалки», в результате которой насекомые переходят из летнего, неустойчивого к низким температурам состояния, к устойчивому зимнему.

Вода, необходимая для жизни, поступает в организм насекомых при питье, входит в состав пищи, адсорбируется поверхностью тела из окружающего воздуха и, наконец, образуется в организме в результате метаболических процессов. Количество влаги в теле насекомых разных биологических групп колеблется в пределах от 45 до 90%, и содержание ее прямо или косвенно связано с влажностью окружающей среды и пищи. Оно обычно выше у видов и стадий развития, живущих на влажных субстратах и питающихся веществами, содержащими большое количество воды, и ниже у видов и стадий, обитающих в средах со скудными запасами влаги (Эмден, Emden [19]).

В группе амбарных вредителей, к которой принадлежит рассматриваемый нами вид амбарного долгоносика (Calandra granaria L.), питание происходит за счет продуктов, нормально содержащих не более 20% влаги: зерно злаков (от 12 до 18% влаги), крупа и мука (от 11 до 15%), сушеные фрукты (от 12 до 20%) и т. д. В соответствии с этим количество воды в теле амбарных вредителей обычно невелико: в теле жуков амбарного долгоносика (Calandra granaria L.), обитающих в хранилищах продуктов, по нашим определениям, содержание воды колеблется, в зависимости от влажности пищи, от 48,29 до 53,16%; в теле жуков рисового долгоносика (Calandra oryzae L.) — от 49,25 до 53,13%; жуков гороховой зерновки (Bruchus pisorum L.) — от 46,7 до 53,5%; жуков хлебного точильщика [Stegobium (Sitodrepa) paniceum L.] — от 56,78 до 64,77%; жуков большого мучного хрущака (Tenebrio molitor L.) — от 62,13 до 64,87%.

Несколько больше воды содержится в теле личиночных стадий тех же насекомых: личинки старших возрастов рисового долгоносика содер-

жат 63,66% воды; личинки хлебного точильщика 57,56—64,77%; личинки большого мучного хрущака 58,67—62,3%; гусеницы мельничной огневки 64,71—66,53% и бабочки ее 58,67—65,63%.

В зависимости от влажности и температуры хранящихся продуктов между частицами их устанавливается всегда строго определенная влажность воздуха. Зерно хранится в складах насыпью высотой обычно до 2 м. При хранении в элеваторах высота насыпи много больше. В связи с низкой теплопроводностью зерна и плотностью зерновой массы уже на глубине 5 см колебания температуры и влажности воздуха в межзерновых пространствах сильно ослаблены, а на большей глубине слабо выражены. Относительная влажность воздуха межзерновых пространств может достигать 100%. Однако длительное хранение зерна возможно лишь при влажности его не выше 18%; обычно же в складах и на элеваторах зерно хранится при влажности в пределах от 12 до 17%. Такой влажности зерна соответствует влажность воздуха межзерновых пространств от 40 до 85% (Клеев [3]).

Амбарные вредители не вступают в прямой контакт с водой (осадки, росы); поступление воды в их организм с пищей и путем ее адсорбции из воздуха межзерновых пространств, повидимому, очень невелико в связи с низкой влажностью зерна и продуктов его переработки, и вода, получаемая в результате процессов метаболизма, несомненно, имеет в их жизни большое значение.

Для многих видов насекомых низкие температуры зимнего периода служат одним из основных факторов ограничения их численности. Зимовка насекомых протекает в весьма разнообразных условиях влажности и температуры, и выявление значения каждого из этих условий и их комбинаций в сопротивляемости насекомых холоду представляет значительный теоретический и практический интерес. Вместе с тем низкие температуры зимнего периода широко используются для охлаждения зерна в качестве меры борьбы с амбарными вредителями, и определение поправок, которые должны быть введены в температурные режимы охлаждения зерна при различной влажности его для получения полной смертности вредителей, представляет большой производственный интерес.

В настоящей работе излагаются данные, полученные нами при определении влияния влажности среды и пищи на холодостойкость жуков амбарного долгоносика (Calandra granaria L.). Общая сопротивляемость стадий развития этого вида низким температурам разной интенсивности была определена нами ранее, так же как и значение в холодостойкости долгоносика скорости охлаждения и отогревания (Ушатинская [13—15]). При этом было установлено, что максимальной сопротивляемостью холоду, при любых температурных условиях, обладают жуки долгоносика, а минимальной — его яйца. Поэтому вводимые поправки в температурные режимы охлаждения, полученные для жуков, могут быть приняты при охлаждении зерна для уничтожения долгоносика во всех стадиях его развития.

Материал и методика

Опыты выполнены при четырех градациях низкой температуры, в условиях которых ранее нами изучалась общая сопротивляемость холоду того же вида долгоносика, а именно: при температуре, близкой к ±0°; —5°; —10° и —15°.

Изучение сопротивляемости долгоносиков холоду на данном температурном отрезке представляло особый интерес в связи с тем, что в пределах первых двух температурных градаций — ±0° и —5° — жидкости в теле долгоносиков находятся еще в состоянии переохлаждения; температура —10° служит рубежом, за которым обычно наблюдается их замерзание; наконец, при температуре —15° замерзание, как правило, приводит популяцию к гибели в течение немногих часов.

Для каждой температурной градации было принято три степени влажности зерна: около 11, 14 и 18%, т. е., употребляя понятия, применяемые в производстве, сопротивляемость долгоносиков холоду определялась при содержании их на сухом зерне, зерне средней сухости и зерне повышенной влажности.

Работа проводилась в холодильных камерах, охлаждаемых зероторами (баллоны, заполненные замороженными эвтектическими смесями солей), с колебаниями температуры от заданной не более чем на ±1—1,5°.

Жуки для опытов воспитывались на зерне пшеницы влажностью 15—16% при температуре 18—22°. За 13—15 дней до начала опытов жуки пересаживались на зерно заданной влажности, а перед началом опыта размещались в пробирки по 50 шт. в каждую; предварительно в пробирки насыпалось по 45—50 г зерна той влажности, при которой протекал опыт данной серии. Пробирки закрывались ватной пробкой, выдерживались сутки в лаборатории и затем размещались в холодильные камеры. Каждый вариант с его повторениями включал 3000—3500 особей.

Все опыты выполнены методом постепенного, ступенчатого охлаждения в камерах с промежуточными температурами и такого же постепенного отогревания при извлечении проб для анализа. Интервал между ступенями во всех случаях сохранялся близким к 5°[1].

Определение процента смертности производилось через 5, 10 и 16 дней после извлечения пробы из холодильных камер и содержания жуков в оптимальных условиях существования (эксикатор с насыщенной влажностью воздуха и температурой +20 — +22°).

Определение общего количества воды, содержащейся в теле долгоносиков, делалось перед тем, как жуки помещались в камеру с температурой +10°, от которой начиналось постепенное охлаждение серий. Процент воды в теле определялся весовым методом, путем высушивания насекомых в сушильном шкафу до постоянного веса при температуре 60—70°.

Результаты опытов и их обсуждение

Полученные в процессе работы данные по динамике смертности жуков Calandra granaria при низких температурах разной интенсивности и различной влажности зерна изображены графически на рис. 1—4.

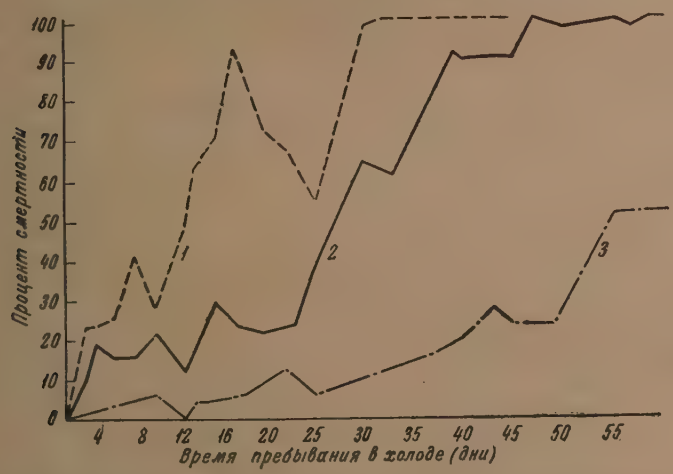

Рис. 1. Динамика отмирания жуков Calandra granaria L. при температуре ± 0° (от 0,5 до — 1,1°) и различной влажности зерна

1 — влажность зерна 11,28%; *2* — влажность зерна 13,96%; *3* — влажность зерна 17,97%

Из этих графиков можно видеть, что при всех четырех степенях понижения температуры, в условиях которой велись опыты, прежде всего гибли жуки, содержавшиеся и охлаждавшиеся на зерне сухом — влажностью около 11%; затем наступала гибель жуков, живших на зерне средней сухости — влажностью около 14%, и, наконец, наступала гибель

[1] Более подробно методика охлаждения и отогревания изложена в нашей работе «Общая сопротивляемость зерновых долгоносиков низким температурам разной интенсивности» [16].

их на зерне влажном — до 18% влажности. При этом во всех случаях разница была не только в конечных сроках гибели жуков; эти отличия, как правило, были так же резко выражены на любом отрезке кривых динамики отмирания.

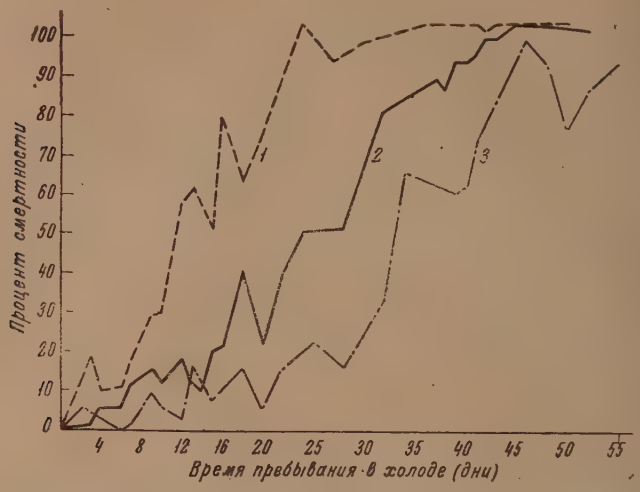

Рис. 2. Динамика отмирания жуков Calandra granaria L. при температуре — 5° (от — 4 до — 6°) и различной влажности зерна

1 — влажность зерна 11,28%; *2* — влажность зерна 13,96%; *3* — влажность зерна 17,97%

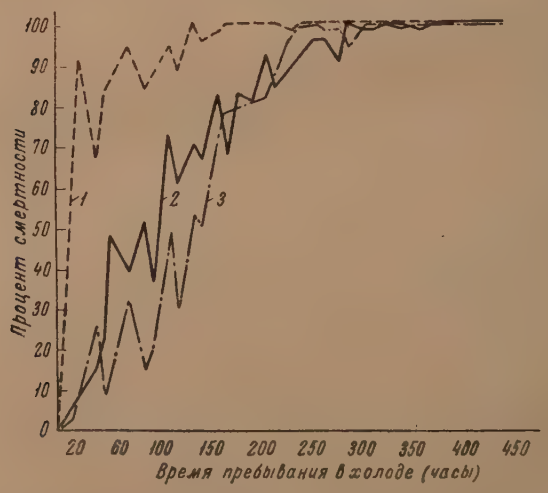

Рис. 3. Динамика отмирания жуков Calandra granaria L. при температуре — 9° (от — 7 до — 10,8°) и различной влажности зерна

1 — влажность зерна 11,08%; *2* — влажность зерна 13,67%; *3* — влажность зерна 18,07%

Таким образом, полученный материал не оставляет сомнений в том, что холодостойкость жуков амбарного долгоносика увеличивается параллельно повышению влажности зерна, на котором они содержались и с которым охлаждались.

Интересно отметить, что та же корреляция была обнаружена при воздействии на жуков амбарного долгоносика высокими температурами (Брудная [2]): чем выше была влажность зерна, на котором содержались жуки, тем большую жаростойкость, при равных прочих условиях, они проявили.

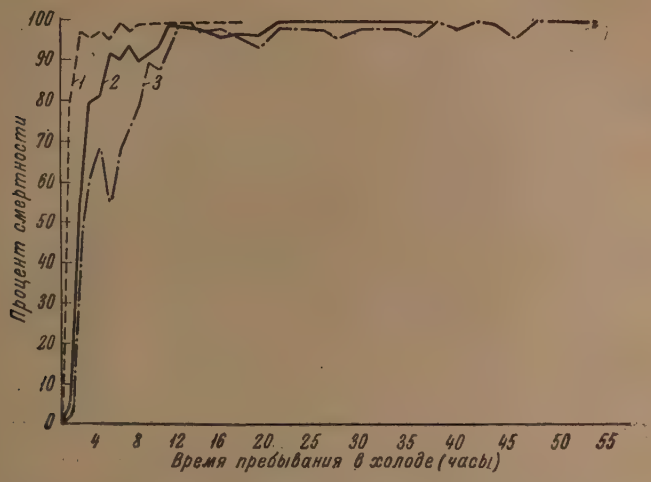

Рис. 4. Динамика отмирания жуков Calandra granaria L. при температуре — 15° (от — 14,5 до — 16°) и разной влажности зерна

1 — влажность зерна 11,08%; *2* — влажность зерна 13,67%; *3* — влажность зерна 18,07%

Определив общее количество воды, содержащейся в теле жуков долгоносиков, находившихся на протяжении 14 дней на зерне пшеницы различной влажности при температуре +18—22°, мы нашли, что: а) при влажности зерна, близкой к 11%, в теле жуков содержалось в среднем 48,29% воды; смертность жуков за тот же срок достигла 68,2%[2]; б) при влажности зерна 13,54% количество воды в теле достигало 49,71%; смертность жуков — 8,2%; в) при влажности зерна 17,46% количество воды в теле увеличилось до 53,16%, а смертность понизилась до 2,5%.

На этом основании мы пришли к заключению о существовании прямой зависимости между влажностью зерна, служившего пищей и средой долгоносикам, количеством воды, содержащейся в их теле, и степенью их сопротивляемости низкой температуре. Выводы эти, на первый взгляд, противоречат установившемуся в литературе мнению об увеличении сопротивляемости холоду при понижении количества воды в теле насекомых. Однако это противоречие — только кажущееся.

Определения предпочитаемой влажности зерна для амбарного долгоносика, выполненные разными авторами (Страхов-Колчин [12], Кулагин [4], Лаврехин [5]), показали, что оптимум влажности зерна для жуков этого вида расположен в зоне между 17,5 и 20%. Выше этого предела жизнедеятельность долгоносиков угнетается активно развивающимися процессами бактериального брожения, самосогревания зерна и развития в нем грибной микрофлоры; ниже оптимума существование жуков постепенно все более ограничивается тем, что увеличивается механическая сопротивляемость сухого зерна и оно становится труднодоступной пищей. Нижней границей размножения и развития Calandra

[2] Определение влажности велось только по живым жукам.

granaria служит влажность зерна около 12—12,5%, за пределами которой происходит отмирание жуков с тем большей скоростью, чем ниже влажность зерна.

В то же время влажность зерна, оптимальная для развития долгоносиков, является предельной для хранения самого зерна. Таким образом, если принять во внимание всю амплитуду влажности зерна, при которой возможно размножение и развитие амбарного долгоносика, то окажется, что перед нами вид, обычно существующий в отрезке шкалы возможной для него влажности от оптимума к минимуму. Этот момент весьма важен для правильного понимания отношения Calandra granaria к влажности. Определив количество воды, содержащейся в теле жуков Calandra granaria, выдержанных на протяжении 3 недель на зерне пшеницы разной влажности, Робинзон (Robinson [21]) нашел обратную зависимость между количеством воды в теле жуков и влажностью зерна, на котором они питались: чем выше была влажность зерна, тем меньшее количество воды содержалось в теле жуков; на резкие колебания влажности зерна организм долгоносиков отвечал соответствующими изменениями водного баланса.

Однако в этих опытах Робинзон допустил методическую ошибку, подобрав шкалу влажности зерна, на котором содержались долгоносики, от 20,3 до 4,8% и разделив ее на 9 градаций, из которых 5 оказалось за пределами влажности зерна, пригодной для существования долгоносиков. При такой постановке опыта жуки большей части серий находились в условиях голодания, при котором, как это показано опытами того же автора [21], количество воды в теле насекомого повышается вследствие активного включения жирового метаболизма и падает только перед смертью насекомого при истощении организма. Так, например, через 12 дней разница между количеством воды, содержащейся в теле жуков, питающихся на зерне влажностью 20,3 и 5,5%, достигала в опытах Робинзона 18% (от 58,9 до 76,9%), тогда как в пределах влажности зерна от 20,3 до 12,5% (амплитуда влажности, внутри которой возможно размножение и развитие Calandra granaria) она не превышала 3,6% (от 58,9 до 62,5%) — цифра, близкая к полученной нами (от 48,29 до 53,16%) [3].

Водный баланс насекомых при меняющихся условиях среды, без сомнения, явление сложное, и в отдельных случаях его определяют разные факторы. Мы себе представляем ход его изменений у амбарного долгоносика и, может быть, у ряда других насекомых, относящихся к группе амбарных вредителей, следующим образом: при оптимальных условиях влажности в теле жуков амбарного долгоносика содержится определенное, хотя и колеблющееся в каких-то пределах, в связи с возрастом, полом, упитанностью жуков и другими условиями, количество воды. По мере понижения влажности среды и пищи количество влаги в их теле уменьшается в связи, с одной стороны, с повышенной потерей воды через транспирацию и перспирацию при уменьшении относительной влажности воздуха межзерновых пространств и, с другой стороны, с уменьшением количества влаги, поступающей с пищей, делающейся все менее доступной для питания. По достижении определенного предела сухости зерна наступает период недоедания жуков, при котором дефицит пищи все более возмещается расходованием жировых и других

---

[3] Определения содержания воды в теле долгоносиков выполнены Робинзоном при помощи термопары, показания которой по ряду технических причин до сих пор не отличаются особой точностью. Полученные им цифры явно слишком высоки для амбарного долгоносика и типичны скорее для насекомых, питающихся вегетирующими частями растений. Фактически, по нашим определениям, сделанным весовым способом, количество воды в теле жуков Calandra granaria колеблется в зависимости от влажности зерна в пределах от 48,3 до 53,2%. Однако динамика изменения количества влажности на материалах Робинзона может быть прослежена.

резервов организма, сопровождаясь увеличением количества метаболической воды. В крайних фазах этого процесса, при резком голодании, распад жиров следует с такой интенсивностью, что не только компенсируется потеря влаги при выделении, транспирации и перспирации, но и происходит ее накопление в теле, наблюдавшееся Робинзоном, в сериях долгоносиков, длительное время содержавшихся на сухом зерне.

Долгоносики, повидимому, вступают в зимовку с запасом воды, типичным для их активного существования. Как было показано нашими опытами с Bruchus pisorum и Laspeyresia pomonella [17], насекомые, находящиеся в состоянии переохлаждения при низких температурах разной интенсивности, до начала кристаллизации жидкостей в их теле подвергаются медленной дегидратации, теряя воду через покровы тела и трахейную систему и не имея достаточного источника ее пополнения, так как процессы метаболизма при отрицательных температурах чрезвычайно замедлены. Обезвоживание организма со всеми сопутствующими ему явлениями, повидимому, служит одной из основных причин смерти насекомых в состоянии переохлаждения.

В этом свете, естественно, чем выше влажность среды, в которой находится организм, подвергающийся охлаждению, тем ниже испаряющая сила воздуха, меньше потеря воды через перспирацию и транспирацию и тем медленнее достигается летальный предел дегидратации.

В этом, на наш взгляд, заключается причина большей холодостойкости долгоносиков при повышении влажности зерна в пределах его обычной влажности (от 12 до 18%).

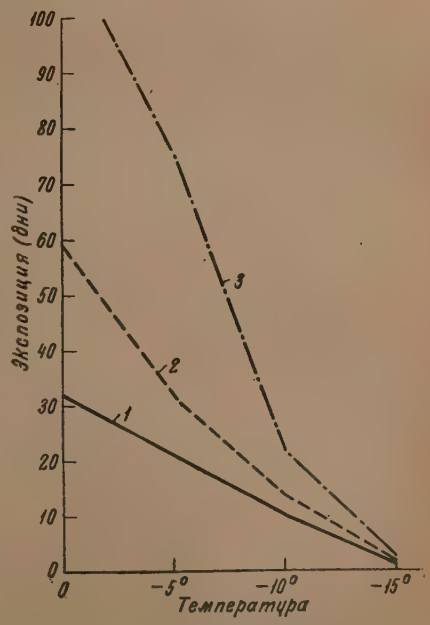

Рис. 5. Динамика полного отмирания жуков при различных градациях температуры и влажности зерна

1 — влажность зерна 11%; *2* — влажность зерна 14%; *3* — влажность зерна 18%.

Падение холодостойкости долгоносиков, обитавших на сухом зерне (при влажности ниже 12%), связано, повидимому, с общей ослабленностью голодающего организма, а на конечных этапах голодания — с увеличением количества воды в теле, при котором замерзание происходит на более высоком температурном уровне.

Чтобы предоставить производству возможность использовать полученные данные для введения поправок на влажность зерна в режимы

его охлаждения при дезинсекции от амбарного долгоносика, мы привели в графике на рис. 5 условия полной (100%) смертности жуков при изучавшихся градациях температуры и влажности зерна. Соединив экспериментально определенные для каждой температуры и влажности точки интерполирующей кривой, мы получили для зерна сухого, средней сухости и влажного режимы охлаждения при температуре от 0 до —15°, пользование которыми должно позволить выполнять дезинсекцию зерна с лучшими результатами, чем это имеет место теперь.

Так как у амбарного долгоносика наиболее высокой холодостойкостью обладают жуки, то приведенные условия обеспечивают обеззараживание зерна от долгоносика во всех стадиях его развития. Учитывая более низкую сопротивляемость холоду рисового долгоносика (Calandra oryzae L.), эти режимы при необходимости могут быть использованы также и для этого вида, хотя дальнейшее уточнение позволит, несомненно, для рисового долгоносика их ослабить.

Выводы

1. Обычная влажность хранящегося зерна, служащего средой обитания и пищей амбарному долгоносику (Calandra granaria L.), лежит в пределах 12—18%, в то время как оптимальная для размножения и развития долгоносика влажность зерна близка к 17,5—20%. Таким образом, Calandra granaria является видом, существование которого протекает в условиях влажности от оптимума к минимуму.

2. При содержании жуков долгоносика на зерне разной влажности количество воды в их теле увеличивается по мере повышения влажности зерна от сухого (11%) к влажному (18%), т. е. от минимума к оптимуму.

3. В пределах влажности хранящегося зерна от 11 до 18%, холодостойкость обитающих в нем жуков амбарного долгоносика повышается параллельно увеличению влажности зерна. Это связано главным образом с понижением интенсивности дегидратации организма низкими температурами, при более высокой относительной влажности воздуха, создающейся в межзерновых пространствах влажного зерна.

4. Падению холодостойкости долгоносиков, питающихся сухим зерном, видимо, также способствует общее ослабление голодающего организма, а на конечных этапах голодания — увеличение количества воды в теле, при котором замерзание происходит на более высоком температурном уровне.

5. Установленную зависимость между влажностью зерна и холодостойкостью амбарного долгоносика необходимо учитывать при охлаждении зерна с целью его дезинсекции от долгоносика, корректируя режимы дезинсекции соответствующими поправками на влажность. Для введения таких поправок может служить помещенная в настоящей работе диаграмма (рис. 5).

Литература

1. Бахметьев П, Витальный температурный минимум животных с переменной температурой крови, Арх. биол. наук, т. VIII, вып. 3, 1900.— 2. Брудная А. И., К вопросу действия высоких температур на долгоносиков, Труды центр. лаб. ГХИ, 1929.— 3. Клеев И А., Хранение свежеубранного зерна, Москва, 1947.— 4. Кулагин Н. М., К вопросу о борьбе с зерновым долгоносиком в складах, Журн. защ. раст., т. 1, № 1-2, 1924.— 5. Лаврехин Ф. А., Плодовитость амбарных долгоносиков и факторы среды, ее определяющие, Уч. зап. МГУ, вып. 20, Зоология, 1939.— 6. Лозина-Лозинский Л. К., Явления холодоустойчивости у некоторых насекомых, Сборн. защ. раст. ВИЗРа, № 1, 1935.— 7. Лозина-Лозинский Л. К., Холодоустойчивость гусениц лугового мотылька, Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, т. XIX, вып. 1, 1937.— 8. Лозина-Лозинский Л. К., Холодоустойчивость и анабиоз у гусениц кукурузного мотылька, Зоологический журнал, т. XVI, вып. 4, 1937.— 9. Остапец А. И., Влияние низких температур на гусениц озимой совки, Бюлл.

Воронеж. стазра, № 3, 1925.— 10. Сахаров Н. Л., К изучению холодоустойчивости насекомых, Журн. опытн. агроном. Ю. В., т. VI, вып. 2, 1928.— 11. Сахаров Н. Л., Studies in cold resistance of insects, Journ. Ecology, vol. XI, No. 3, 1930.— 12. Страхов-Колчин, Амбарный долгоносик (Calandra granaria), Труды Воронеж. стазра, вып. I, 1915.— 13. Ушатинская Р. С., Влияние температуры на амбарного долгоносика, Сов. заготовитель, № 17-18, 1940.— 14. Ушатинская Р. С., Использование низких температур для дезинсекции зерна, Сообщ. и рефераты Всесоюзн. н.-и. ин-та зерна, июль 1948.— 15. Ушатинская Р. С., Значение резкого и постепенного понижения температуры в холодоустойчивости амбарного долгоносика (Calandra granaria L.), Зоологический журнал, т. XXVII, вып. 6, 1948.— 16. Ушатинская Р. С., Общая сопротивляемость холоду зерновых долгоносиков Calandra granaria L. и Sitophilus oryzae L., Изв. АН СССР, № 1, 1950.— 17. Ушатинская Р. С., Направление некоторых процессов, протекающих в теле насекомых при низкой температуре, ДАН СССР, т. LXVIII, № 6, 1949.— 18. Ditman L. P., Voght I. B. a. Dwighs R. S., Undercooling and freezing of insects, Journ. Econ. Entomol., vol. 36, No. 2, 1943.— 19. Emden F., Anzeiger f. Schädlingskunde, H. 5, 1928.— 20. Payne N. M., Freezing and survival of insects at low temperatures, Journ. Morphol., No. 43, 1927.— 21. Robinson W., Low temperature and moisture as factors in the ecology of the rice weevil and the granary weevil, Techn. Bull. Agr. Exp. St. Minnesota, No. 41, 1926.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП 4

О НЕКОТОРЫХ ВОПРОСАХ БИОМЕХАНИКИ ЧЕРЕПА

Ю. А. ОРЛОВ

Палеонтологический институт Академии Наук СССР

Обширная литература, посвященная черепу, насчитывает несколько тысяч работ, в том числе крупные сводки. Тем не менее изучение биомеханики черепа не может считаться выполненным с должной полнотой, и функциональное значение ряда структур, наблюдаемых в черепе различных позвоночных, остается неясным. Между тем правильное понимание этих структур было бы существенно для наших представлений о биомеханике черепа и его эволюции. В связи с этим представляются заслуживающими внимания наблюдения над строением черепа некоторых позвоночных, выполненные мною на различном ископаемом и современном материале, хотя эти данные имеют предварительный характер и в значительной мере лишь содействуют постановке вопросов.

Некоторые предварительные замечания. Большинство работ, затрагивающих вопросы биомеханики черепа, относится к человеку и млекопитающим; остальным позвоночным уделено значительно меньше внимания. Это относится в первую очередь к статике черепа. Одним из препятствий к изучению является то обстоятельство, что череп представляет собой пример упругого твердого тела неправильной формы; это затрудняет всякого рода расчеты и изложение их в математической форме. Разумеется, степень самой «твердости» черепа весьма различна, ибо мы имеем у позвоночных все переходы от чисто хрящевого черепа до полностью окостеневшего.

Как известно, за последние десятилетия опубликован целый ряд анатомических работ, выполненных с применением метода «линий расщепления» (Беннингхофф, Benninghoff [3]). Применение этого технического приема имеет в виду, между прочим, и выяснение, путем изучения поверхностных структур, направления напряжений, возникающих в периферических слоях костей, в частности черепа. Этот прием, долженствующий дать убедительные результаты при применении к черепам мелких позвоночных, вряд ли может рассчитывать на успех при выяснении возможных траекторий сжатия — растяжения на черепах крупных и гигантских животных.

Если принять во внимание, что при изучении статики тела нам приходится рассматривать его сопротивление сжатию и растяжению, то очевидно, что эти же вопросы стоят перед нами и для черепа в целом и для отдельных его частей. Определение траекторий сжатия и растяжения, очевидно, и является одной из основных задач изучения черепа как механической конструкции. Это изучение должно итти с возможно более полным учетом конструктивных особенностей черепа, сложившегося в итоге различных биомеханических приспособительных процессов; вся проблема биомеханики черепа позвоночных в целом представляется весьма обширной и сложной. Излагаемые ниже соображения являются попыткой указать лишь на некоторые направления исследования (на

современном и ископаемом материале), которые до настоящего времени не разработаны, но автору представляются существенными.

При попытке определения траекторий сжатия-растяжения черепа и его частей для палеонтолога обычно доступны: 1) рассмотрение строения черепа, 2) восстановление его мускулатуры и ее работы, 3) изучение возможной биологии организма в целом, 4) изучение истории его приспособлений и отношения организма к среде обитания — на основе возможно полного привлечения данных по современным организмам.

Лицевая часть и мозговая капсула. Общеизвестно, что лицевая часть черепа и его мозговая коробка у различных позвоночных совершенно различны по своим пропорциям и несут совершенно разнородную механическую нагрузку. Тем не менее до сих пор недостаточно подчеркнута сама относительность понятий «лицевая часть» и «мозговая капсула» с точки зрения биомеханического изучения черепа. Действительно, если мы сравним, например, черепа большинства стегоцефалов, многих пресмыкающихся и рыб — с черепами млекопитающих с большой мозговой капсулой и небольшой лицевой частью, то мы увидим, что в первом случае практически имеется как бы «одна лицевая часть» без мозговой капсулы, так как механическая нагрузка в основном выполняется именно лицевой частью, а мозговая капсула отступает на задний план. У млекопитающих, обладающих большой мозговой коробкой и незначительной лицевой частью (мелкие куницы и приматы), и у человека мозговая капсула играет первостепенную роль в качестве амортизатора для лицевой части черепа при толчках, ударах и т. д. и вызываемых ими напряжениях в лицевой части.

Поверхостные скульптуры костей черепа. Некоторые предварительные данные по этому поводу были мною опубликованы ранее (Орлов [1]) применительно к черепу стегоцефалов. Не повторяя этих данных, отмечу лишь, что рассмотрение строения скульптурированных костей черепа рыб, а также некоторых низших четвероногих подтверждает высказанное мною (1. с.) предположение о значении ребристых скульптур на внешней поверхности костей черепа в качестве контрфорсов. Конкретное изучение фактического материала по строению черепа разнообразных рыб и низших четвероногих, несомненно, внесет много новых данных, подтверждающих эти соображения. Здесь отмечу лишь, что этот вопрос при ближайшем рассмотрении оказывается значительно сложнее, чем могло бы представиться на первый взгляд. Поверхностные скульптуры лицевой части черепа, допускающие указанную выше функциональную трактовку, наиболее отчетливы в черепах рыб и древнейших четвероногих, где лицевая часть практически — с точки зрения конструктивной — представляет собой как бы «весь череп», а мозговая коробка, при ее относительно ничтожных размерах, отступает на задний план.

Вторичное нёбо, при совершенном развитии значительно увеличивающее прочность лицевой части черепа, весьма разнообразно в своем строении. Не входя в рассмотрение различных вариантов его структуры, отмечу лишь особенно важное значение нёба в смысле увеличения прочности лицевой части черепа в тех случаях, когда нёбо имеет форму свода (обращенного выпуклостью дорзально). В этом случае лицевая часть черепа на поперечном разрезе представляет собой двойной свод, с внешней стенкой (образованной верхнечелюстными и носовыми костями) и внутренней (нёбные отростки верхнечелюстных костей, нёбные кости). Элементарные расчеты легко показывают, насколько возрастает при таком строении (гиена, морж и др.) прочность лицевой части.

Костные гребни. Как известно, костные гребни (juga cerebralia) возникают в итоге развития мозга, когда под давлением быстро растущего мозга и его извилин идет резорбирование кости на внутренней поверхности костей мозговой капсулы и мозг как бы вдавливается в

стенку черепа. Степень развития этих гребней у разных млекопитающих весьма различна. Действительно, их развитие наиболее сильно при раннем зарастании швов, несомненно, стоящем в связи с необходимостью образования прочной мозговой коробки в раннем возрасте, когда это связано с определенной биологией животного. У некоторых хищников juga проникают весьма глубоко между извилинами мозга. Значение этих образований, как и tentorium osseum, вероятно, двоякое: они 1) возможно, предохраняют мозг от сотрясений или ослабляют эти сотрясения, например при прыжках, хватании добычи и т. п. (у кошек, куниц и др.); 2) играют роль контрфорсов, расположенных на внутренней поверхности мозговой коробки и суммарно имеющих, несомненно, большое значение в увеличении прочности ее стенки (отдаленно их можно сравнить со шпангоутами судов).

Рельеф головного мозга и наружная поверхность мозговой капсулы. Иногда, при раннем зарастании швов, увеличение объема мозговой капсулы прекращается значительно ранее полного развития мозга. Тогда происходит не только образование impressiones digitatae, подчеркнутое развитие вдающихся в борозды мозга juga cerebralia, но и, благодаря аппозиции костной ткани снаружи черепа (наружной надкостницей), параллельно с резорбцией стенки мозговой коробки изнутри происходит развитие выпуклостей на наружной стороне теменных и других костей. В этих выпуклостях в таком случае можно легко узнать элементы рельефа самого головного мозга. Так, у некоторых куниц бывают «видны» на внешней поверхности черепа извилины больших полушарий, огибающие сильвиеву борозду; у собак и куниц на внешней поверхности затылочной кости хорошо «виден» червячок мозжечка и т. д. Эти выпуклости не только являются вместилищем соответственных участков головного мозга, но и могут создавать особые условия статики черепа, стенка которого приобретает волнистое строение (височная область) или выпуклости (затылочная кость).

Швы черепа и их изучение. Обычно в зоологической, анатомической и палеонтологической литературе швы черепа описываются по их поверхностному ходу на внешней стороне черепа. Этот ход, форма шовных линий и их расположение имеют большое значение в систематике и обычно рассматриваются именно как систематический признак в большинстве тех случаев, когда дано описание швов. Значительно меньше внимание уделено механическому значению швов и связанных с ними «щелевых пространств».

Для швов черепа необходимо прежде всего отметить следующие моменты: 1) рост костей в области шва; 2) умеряющее воздействие швов при толчках и ударах, испытываемых черепом (амортизация); 3) увеличение эластичности черепа в целом; 4) проведение по швам механического воздействия (кратчайшим путем от точки удара до шва и далее по шву); 5) затухание эффекта воздействия в кольцевых швах; 6) конструктивный смысл черепа как целого определяется в значительной степени его строением из многих костей, что делает его более прочным, чем его отдельные кости, и превращает его в своеобразную конструктивную единицу (отмечено еще Галеном); 7) швы предохраняют череп в ряде случаев от распространения перелома с одной его стороны на другую (Н. М. Пауткин и Д. Н. Матвеев [2]).

Несмотря на существенное значение этих данных, относящихся к биомеханическому значению швов, до сих пор почти не обращали внимания на строение шовных поверхностей костей черепа и наблюдаемый в этих поверхностях контакт структур. Между тем достаточно сравнить друг с другом одноименные швы различных, нередко даже близких друг к другу животных, чтобы убедиться в весьма значительном разнообразии наблюдаемых структур, нередко довольно сложных, поразительно

правильных и, так сказать, «геометричных». Ближайшее расстояние этих структур показывает, что им может быть дана функциональная трактовка и что на них отражены те или иные конструктивные задания и механические нагрузки, испытываемые костями черепа в области шва.

Разумеется, при изучении швов не только необходимо учитывать индивидуальные и возрастные особенности, но и крайне существенно проследить весь онтогенез швов от зародышевого состояния до старости. Для ранних стадий имеются наблюдения Троицкого (Troitzky [6]) и Кокотта (Kokott [4]).

Однако огромный остеологический материал, относящийся к постэмбриональным стадиям онтогенеза, не использован в должной мере анатомами, зоологами и палеонтологами. В частности, нет подробного рассмотрения превращения однослойного купола, каковым является крышка мозговой коробки молодого животного, в двуслойный (двойной) купол взрослого. При этом происходит зарастание швов, резорбция имевшихся ранее структур (простых и сложных зубцов шва), пневматизация стенки, развитие колоннообразных распорок между внешними и внутренними компактными пластинками лобных, теменных и других костей и т. д. При полном исчезновении шва и наблюдающихся в его области структур, часто происходит возрастание конструктивной роли гребней, развивающихся на внешней поверхности черепа вдоль шва, и т. д. Представлялись бы интересными экспериментальные наблюдения над развитием структур в области шва, например у некоторых хищников, при полном переводе их с ранних стадий самостоятельного существования индивида на жидкую или кашеобразную пищу с «выключением» нормальных нагрузок на зубной аппарат и т. д., а также некоторые экспериментально-гистологические наблюдения над костеобразовательными процессами в области швов, различных по испытываемым нагрузкам.

* * *

Изложенное позволяет наметить некоторые направления исследования в области биомеханики черепа, которые можно было бы считать очередными. К таковым относятся вопросы, связанные с изучением скульптур внешней поверхности черепа, структур внутренней стенки мозговой капсулы, строения самой стенки, функциональная морфология швов.

Настоящая краткая статья имеет целью обратить внимание морфологов на эти задачи, которые во всем их объеме, разумеется, совершенно непосильны для одного лица.

Литература

1. Орлов Ю. А., К механике черепа некоторых низших Tetrapoda, ДАН СССР, XXV, № 5, 1940.— 2. Пауткин Н. М и Матвеев Д. Н., Сопротивляемость черепа человека механическим воздействиям, Труды Казанск. ин-та инж. комм. хоз-ва, 1935.— 3. Benninghoff, Spaltlinien am Knochen. Verh. Anat. Gesellschaft, 1925.— 4. Kokott, Über den Bauplan des fötalen Hirnschädels, Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch, Bd. 72, 1933.— 5. Troitzky Wl., Zur Frage der Formbildung des Schädeldaches (Experimentelle Untersuchung der Schädeldachnähte und der damit verbundenen Erscheinungen), Ztschr. f. Morph. u. Antrop., Bd. XXX, H. 3, 1932.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 4

ПЕЩЕРНАЯ ФАУНА ЗАПАДНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

Я. А. БИРШТЕЙН

Институт зоологии МГУ и Карстово-спелеологическая станция МГУ

I. Введение

Исключительное значение своеобразной подземной фауны для разработки важнейших проблем теории эволюции и зоогеографии было осознано русскими зоологами еще в самом начале XX в. В 1900 г. профессор Московского университета Г. А. Кожевников указал на необходимость серьезного изучения пещер нашей страны и в четкой и увлекательной форме очертил круг возникающих при этом вопросов [27]. Впоследствии он организовал в зоологическом музее университета «темную комнату», в которой был проведен ряд экспериментальных работ по влиянию темноты на некоторых ракообразных и рыб. Один из учеников Г. А. Кожевникова — М. Новиков — совершил поездку в Крым для обследования населения Скельской пещеры [34].

Однако работа по изучению пещерной фауны в России не развернулась в должном объеме. В 1912 г., подводя итоги этой работе, А. Шугуров [46] был вынужден сделать весьма неутешительные выводы: «Много ли известно о фауне пещер Крыма? Очень мало!.. правильное систематическое исследование фауны крымских пещер еще и не начиналось. О животном мире пещер Кавказа известно еще меньше». В 1927 г. В. Плигинский опубликовал краткую сводку по фауне крымских пещерных ложноскорпионов, многоножек и крылатых насекомых, составленную на основании литературных данных и собственных сборов, произведенных до 1914 г. Оценивая этот материал, автор ограничился указанием на бедность пещерной фауны Крыма [36]. Пещерная фауна Кавказа оставалась попрежнему не охваченной исследованиями.

Интерес к пещерной фауне возродился вновь уже в советское время, причем на этот раз внимание исследователей привлекли в первую очередь пещеры Кавказа.

Ученик Г. А. Кожевникова Е. В. Боруцкий [16] после посещения нескольких пещер Урала (1926—1927 гг.) предпринял в 1929 г. подробное обследование двух пещер в окрестностях Кутаиси. Собранный им материал был в большей своей части обработан и опубликован рядом специалистов [17, 18, 19, 24, 63, 68, 69] и позволил составить первое представление о характере пещерной фауны западного Закавказья [9]. Начиная с 1935 г. мне удалось совершить 6 поездок и посетить 39 пещер, из которых 31 расположена на Черноморском побережье Кавказа, 4 — в Имеретии, 1 — близ Краснодара и 3 — в Крыму. К сожалению, мой материал не был обработан полностью из-за отсутствия специалистов по некоторым группам, однако полученные и частично опубликованные данные [10] могут служить основой для самой общей фаунистической характеристики пещер западного Закавказья.

В 1930 г. А. Садовский описал из кутаисских пещер своеобразную креветку [37], более точно определенную впоследствии мной [9]. Этому же виду посвятил ряд работ С. Юзбашьян [47—51, 53]. В 1935 г. Ф. Зайцев с группой сотрудников произвел фаунистические сборы в 3 абхазских пещерах. Было обнаружено 17 форм, из которых эвтроглобионтами, т. е. исключительно пещерными обитателями, можно считать всего 2 вида пауков [25]. По сборам Ф. Зайцева опубликовал статью о пауках и сенокосцах Д. Харитонова [41], дополнив ее впоследствии результатами обработки не-

большого материала, собранного А. Остерлоффом в двух других абхазских пещерах и в пещерах окрестностей Цхалтубо [42, 43]. Кроме того, Ф. Зайцев описал новый вид пещерного паука из пещеры Сатапле [26], а А. Державин несколько новых видов подземных (ключевых) бокоплавов [22].

Обобщение всех добытых до сих пор разрозненных сведений о пещерной фауне западного Закавказья и составляет предмет настоящей статьи. Полученные данные позволяют сделать попытку дать предварительную фаунистическую характеристику пещер западного Закавказья и поставить на обсуждение несколько связанных с ней общих вопросов.

Для ориентировки в приводимых ниже материалах необходимо перечислить исследованные в фаунистическом отношении пещеры западного Закавказья и районы их расположения.

Район Очемчири: 1) Голова Атапа (Я. Б.)[1], 2) Ачхше-тыз-гуа (Я. Б.); район Цебельды: 3) Верхне-Шакуранская (Я. Б.), 4) Средне-Шакуранская (Я. Б.), 5) Нижне-Шакуранская (Я. Б.), 6) пещера в Цебельде (Я. Б.); район Сухуми: 7) Нижне-Андреевская (Я. Б.), 8) Верхне-Андреевская (Я. Б.), 9) Гумо-Сабашвили (Я. Б.), 10) пещера у Венецианского моста (Я. Б., А. О.), 11) Михайловская (Я. Б., Ф. З.), 12) Келасури (Ф. З.), 13) Адзаба (Я. Б., Ф. З.); район Псырцхи: пещера Симона Канонита (Я. Б., А. О.); район Гудаути: 15) Тарциладзе (Я. Б.), 16) Агумава (Я. Б.), 17) Лыхны (Я. Б.), 18) Машэ (Я. Б.), 19) Бача (Я. Б.), 20) Члахэ (Я. Б.), 21) Аюста (Я. Б.), 22) Аныш (Я. Б.); район Гагр: 23) грот св. Ипатия (Я. Б.), 24) Джохра в устье р. Бзыби (Я. Б.); район Адлера: 25) Верхне-Мзымтинская (Я. Б.), 26) Нижне-Мзымтинская (Я. Б.); район Хосты: 27) Сухая музейная (Я. Б.), 28) Мокрая музейная (Я. Б.), 29) Широкопокосская (Я. Б.), 30) Белоскальская (Я. Б.), 31) Ущельная (Я. Б.), 32) Воронцовская (Я. Б.); район Кутаиси: 33) Цхал-цители (Е. Б., Я. Б.), 34) Пещера Рионгэса (Е. Б.), 35) Сатапле (Я. Б.), 36) Гоголети (Я. Б.), 37—39) пещеры близ Цхалтубо (А. О.).

Из этого списка видно, что фаунистическими исследованиями охвачены пещеры Черноморского побережья Кавказа от Очемчири на юго-востоке до Хосты на северо-западе, а также район Кутаиси. Однако необходимо иметь в виду экскурсионный характер произведенных сборов. Только в пещерах Рионгэса и Цхал-цители Е. В. Боруцким проводились стационарные работы. Во всех остальных случаях материал добывался в результате непродолжительных ловов примитивными орудиями или беглых осмотров. При этом, несомненно, значительная часть пещерного населения ускользала от сборщика. Животный мир обследованных пещер в действительности много богаче, чем это следует из приводимого ниже списка.

II. Перечень животных, обнаруженных в пещерах западного Закавказья

Для составления списка закавказской пещерной фауны использованы как опубликованные, так и неопубликованные или находящиеся в печати материалы[2]. Собранный мной материал обрабатывался следующими лицами: Oligochaeta — И. И. Малевичем [32], Cyclopoida (частично) — С. С. Смирновым, Harpacticoida и сухопутные Isopoda — Е. В. Боруцким [11—15], Coleoptera — Н. Н. Плавильщиковым [35], Diptera — А. А. Штакельбергом и Б. Б. Родендорфом, Trichoptera — С. Г. Лепневой [30], Arachnoidea — Д. Е. Харитоновым [44], Pseudoscorpiones — И. И. Лапшовым [29], Diplopoda (частично) — Г. Ломандером, Mollusca — В. И. Жадиным и Б. Н. Цветковым [45]. Всем этим лицам я чрезвычайно признателен за их труд. Amphipoda и Decapoda

---

[1] В скобках приведены инициалы исследователей, производивших сборы: Е. Б.— Е. В. Боруцкий, Ф. З.— Ф. А. Зайцев; А. О.— А. Э. Остерлофф; Я. Б.— Я. А. Бирштейн.

[2] Во время печатания этой статьи Ф. А. Зайцевым был опубликован аналогичный, но несколько менее подробный список обитателей пещер Закавказья без зоогеографического анализа (Ф. А. Зайцев, Обзор пещерной фауны Грузии, Труды Зоол. ин-та АН Груз. ССР, т. VIII, 1948).

определялись мной. Такие важные группы, как Collembola и большая часть Diplopoda, остались необработанными.

Protozoa: Ближе не определенные Suctoria попадались в качестве эпибионтов на бокоплавах (24, 30, 31)[3].

Turbellaria: Один дефектный, неопределимый экземпляр депигментированной турбеллярии (32).

Oligochaeta: 1) Peloscolex velutinus Grube (6), 2) Enchytraeidae gen. sp. (13, 36), 3) Eisenia foetida Saw. (10, 11, 20, 25, 26, 35), 4) E. veneta Rosa var. crassa Malevich (32), 5) E. v. var minuta Mal. (21), 6) E. birsteini Mal. (20), 7) Eophila hypogea Mal. (33).

Hirudinea: 8) * Dina sp.[4].

Mollusca: 9) * Oxychilus (Conulopolita) raddei Boettger (9, 10, 11, 19, 20, 22), 10) * O. (Polita) colchospelaeus Tzvetkov n. sp. (11, 19, 20, 25, 26, 29), 11) O. (Retinella) subreticulata Tzv. n. sp. (9), (12) * O. birsteini Tzv. (7), 13) Vitrea subeffusa Boettger (6), 14) Clausilia fovicollis Parr var. (29), 15) Serrulina inferna Tzv. n. sp. (19), 16) S. serena Tzv. n. sp. (11), 17) S. birsteini Tzv. n. sp. (20), (18) S. sp. (8), 19) Lauria n. sp. (20), 20) Paralimax albicarinatus Simroth (11), 21) * Lartetia (?) n. sp. (25), 22) Horatia borutzkyi Shadin (34, 16?), 23) * Pisidium subterraneum Shadin (6, 34), 24) * Pisidium n. sp. (31).

Copepoda: 25) Paracyclops fimbriatus f. immínuta Kiefer (13, 14, 34), 26) Cyclops strenuus Fischer (14), 27) C. bicuspidatus Claus (34), 28) Acanthocyclops vernalis (Fischer) (2), (29) * Speocyclops colchidanus (Borutzky) (34),[5] 30) * Bryocamtus innominatus Bor. (1, 36), 31) B. caucasicus Bor. (34), 32 * B. birstein Bor. (36), 33) * B. reductus Bor. (11), 34 * Attheyella wulmeroides Bor. (34), 35 * Ceuthonectes serbicus Chappuis (34), 36) * Elaphoidella birsteini Bor. (11), 37) * Moraría cornuta Bor. (11, 38) * M. operculata Bor. (25).

Ostracoda: 39) * Criptocandona riongessa Bronstein (34).

Amphipoda: 40) Gammarus pulex (L.), 41) * Zenkevitchia admirabilis Birst. (4, 5, 6, 7, 15, 16), 42) * Niphargus stygius borutzkyi Birst. (33, 34, 35), 43) * N. st. chostensis n subs Birst. (32), 44) * N. smirnovi n. sp. Birst. (26, 31), 45) * N. longicaudatus magnus Birst. (1, 5, 6), 46) * N. puteanus iniochus Birst. (7), 47) * N. p. otharicus n. subsp. Birst. (19), 48) * N. ablaskiri ablaskiri Birst. (2), 49) * N. a. inermis Birst. (5, 11, 12), 50) * Synurella behningi Birst. (19).

Isopoda: 51) * Caucasoligidium cavernicola cavernicola Bor. (11, 13), 52) * C. c. gumistae Bor. (7, 8), 53) * C. c. amtkelicum Bor. (5), 54) * C. c. ajustae Bor. (21), 55) C. c. gogoleticum Bor. (36), 56) * Ligidium cavaticum Bor. (25, 27, 28, 29, 32), 57) L. oligodentatum Bor. (10, 32), 58) L. euxinum Verh. (20), 59) L. e. caucasicum Verh. (17, 19), 60) L. hypnorum (Cuvier) (29), 61) * Caucasonethes borutzkyi Verh. (33), 62) Trichoniscus sp. sp., 63) * Caucasocyphoniscus cavaticus cavaticus Bor. (26), 64) C. c. chostensis Bor. (28), 65) * C. c. msymticus Bor. (26), 66) * C. c. adlerensis Bor. (29), 67) * Tracheoniscus sp. (13), 68) Cylisticus caucasicus Verh. (17, 20, 23), 69) C. birsteini n. sp. Bor. (27, 28).

Decapoda: 70) * Troglocaris schmidti kutaissiana (Sad.) (33, 34), 71) * Tr. schmidti fagei Birst. (14), 72) * Tr. schmidti ablaskiri Birst. (1), 73) * Tr. schmidti osterloffi Jusb. (5).

Pseudoscorpiones: 74) * Blothrus birsteini Lapschoff (15), 75) * B. verae Lapschoff (36), 76) * B. n. sp. (22).

Opiliones: 77) Nelima pontica Charit. (10, 12, 25, 26, 29), 78) * Nemastoma redikorzewi Char. (35).

Araneina: 79) Tegenaria abchasica Char. (12), 80) Cybaeus abchasicus Char. (15), 81) * Nesticus borutzkyi Reimoser (33, 38), 82) * N. zaitzewi Char. (1, 8, 10, 11, 12, 13), 83) N. ponticus Spassky (15, 25), 84) N. caucasicus Char. (16, 20, 22), 85) * N. birsteini Char. (28), 86) Episinus truncatus (Latr.) (11, 12, 13), 87) Meta merianae (Scopoli) (13, 15, 29), 88) M. bourneti Simon (12, 13), 89) * Troglohyphanthes birsteini Char. (25, 26), 90) Holocnemius longipes Spassky (35, 37, 38).

Acarina: 91) Spinturnix carnifex (C. Koch) (33), 92) Tyrogtyphidae gen. sp. (1, 14, 33), 93—94) Parasitidae gen. sp. (25).

Chilopoda: 95) Scutigera coleoptrata Linné (23), 96) Lithobius sp. (1, 22, 25, 29, 36).

Diplopoda: 97) * Leucogeorgia longipes Verhoeff (34), 98) * Archileucogeorgia abchasica Lohmander (2, 12), 99) * A. satunini Lohm. (12), 100) Ascospermophora n. gen. n. sp. (13), 101) * Glomeridae gen. sp. (25, 29, 36).

Orthoptera: 102) Dolichopoda euxina Semenov (1—36).

Trichoptera: 103) Plectrocnemia sp. (conspersa) (3, 4).

---

[3] Цифры в скобках означают номера пещер по списку на стр. 355. Звездочкой отмечены эвтроглобионты.

[4] По устному сообщению Г. Г. Щеголева.

[5] В последнее время Е. В. Боруцким описан еще один вид этого рода из Воронцовской пещеры — Sp. Iussianus (ДАН СССР, т. LXXI, № 5, 1950).

Coleoptera: 104) * Duvalius kutaissianus Zaitzew (33), 105) * D. (?) n. sp. (31), 106) * Bryaxis hypocrita Plavilschikov (36), 107) Staphilinidae gen. sp. (25).

Diptera: 108) Psychoda sp. (25), 109) Neosciara sp. (13, 25), 110) Lycoria sp. (1), 111) Orthocladius sp. (36), 112) Limonia nubeculosa Meigen (1, 6, 7, 8, 11, 13, 25, 26, 29, 32), 113) Thelida atricornis Meigen (13, 25), 114) Fannia scalaris Fabr. (13), 115) Listropodia schmidti Schin. (13).

Итак, в пещерах западного Закавказья обнаружено 115 форм, не считая довольно большого количества еще не определенных. При этом следует иметь в виду, что перед нами в сущности предстает целая новая фауна. На это указывает прежде всего изобилие новых родов и видов: по сборам Е. В. Боруцкого и моим описано 5 новых родов, 44 новых вида, 21 новый подвид и впервые указано для СССР 6 родов. Таким образом, приведенный список более чем наполовину состоит из новых форм.

III. Сравнение пещерных фаун западного Закавказья и других стран

Для суждения о степени богатства и разнообразия пещерной фауны западного Закавказья следует сравнить приведенные выше показатели с соответствующими данными по другим странам. Для такого сравнения я использовал списки В. Плигинского [36] с некоторыми дополнениями по Крыму, Жаннеля (Jeannel [56]) по Франции, Лерю (Leruth [61]) по Бельгии, Руффо (Ruffo [65]) по Италии и Карамана (Karaman [59]) по подземной водной фауне Югославии (табл. 1).

Выявившиеся различия следует отчасти отнести за счет разной степени изученности пещерной фауны взятых для сравнения стран. В частности, можно указать на чрезвычайную детальность исследований населения освещенных гротов, на которое обращалось недостаточно внимания при работах в Закавказье. Все же из приведенных показателей можно сделать некоторые выводы.

Если ограничиться рассмотрением исключительно пещерных видов (эвтроглобионтов), то окажется, что в отношении специфически пещерной фауны западное Закавказье в 4 раза превосходит Крым и Италию, в 2 раза — превосходно изученную Бельгию, но в $3^1/_2$ раза уступает Франции, а по подземной водной фауне в 4 раза — Югославии.

Обеднение пещерной фауны западного Закавказья по сравнению с двумя последними странами затрагивает разные группы в разной степени. Если моллюски, бокоплавы, мокрицы, Harpacticoida дают сопоставимые показатели видового многообразия, то число видов жуков, ложноскорпионов и водных Isopoda[6] в Закавказье в несколько раз меньше, чем в Югославии и во Франции, а некоторые группы в районе нашего исследования совершенно не обнаружены (Mysidacea, Anaspidacea, Halacarida, Polychaeta). Эти различия нельзя относить целиком за счет неодинаковой степени изученности пещерной фауны сравниваемых стран. Они нуждаются в ином объяснении.

Прежде всего относительную бедность видами некоторых групп закавказской пещерной фауны можно рассматривать как следствие удаленности района нашего исследования от основного центра формирования пещерной фауны Южной Европы, которым по справедливости считается Балканский полуостров. На ряде групп можно показать закономерное уменьшение числа родов и видов по мере удаления от Балкан. В табл. 2 приводим изменение числа родов наиболее богатых видами групп водных эвтроглобионтов. Аналогичные показатели дает и сухопутная фауна.

---

[6] В грунтовых водах западного Закавказья 1 вид Aselus infirmus Birst. — из ключа близ Сухуми [1].

Таблица 1

Сравнение видового многообразия пещерной фауны некоторых стран Южной Европы*

Группы	Число видов по странам											
	Закавказье		Крым		Франция		Бельгия		Италия		Подземная водная фауна Югославии	
Protozoa	1 (?)	?	—	—	2	—	?	?	—	—	41	1
Turbellaria	1 (?)	1 (?)	—	—	12	6	6	2	—	—	16	3
Nematodes	1 (?)	—	—	—	—	—	11	—	—	—	—	—
Oligochaeta	7	—	—	—	12	2	42	3	5	—	2	—
Polychaeta	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	1
Hirudinea	1	1	—	—	2	—	1	—	2	—	1	1
Gastropoda	14	4	—	—	22	2	20	1	4	1	39	9
Lamelibranchiata	2	2	—	—	—	—	2	—	—	—	1	?
Cyclopoida	5	1	1	—	13	4	7	3	—	—	14	6
Harpacticoida	9	8	4	3	11	2	7	1	—	—	17	3
Ostracoda	1	1	—	—	6	2	8	5	—	—	2	1
Syncarida	—	—	—	—	2	2	—	—	—	—	2	2
Amphipoda	11	10	2	1	15	12	9	8	4	3	19	19
Isopoda водн.	—	—	—	—	7	6	2	1	1	1	16	16
Isopoda сухоп.	19	15	3	3	20	10	12	—	6	1	?	?
Decapoda	4	4	—	—	1	1	—	—	—	—	3	3
Palpigradi	—	—	—	—	3	3	—	—	—	—	?	?
Araneoina	12	4	5	—	47	20	42	3	8	3	?	?
Opilines	2	1	1	1	17	2	8	—	2	—	?	?
Pseudoscorpiones	3	3	2	1	22	2	4	—	1	1	?	?
Acari	4	?	—	—	24	2	52	—	2	—	11	11
Symphyla	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	?	?
Chilopoda	2 (?)	—	2	—	27	5	12	—	3	—	?	?
Diplopoda	5 (?)	4 (?)	3	—	59	25	24	—	3	2	?	?
Diplura	1	1 (?)	1	1	11	1	1	—	1	—	?	?
Protura	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	?	?
Collembola	?	?	2	2	22	5	28	7	1	—	?	?
Orthoptera	1	—	2	—	4	—	—	—	3	—	?	?
Trichoptera	2	—	1	—	11	—	3	—	6	—	1	1
Hemiptera	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	?	?
Lepidoptera	—	—	3	—	23	—	10	—	2	—	?	?
Hymenoptera	—	—	—	—	3	—	15	—	1	—	?	?
Siphonaptera	—	—	—	—	—	—	7	—	—	—	?	?
Coleoptera	4	3	9	4	170	98	125	—	13	3	?	?
Diptera	8	—	5	—	4	—	123	—	7	—	?	?
Всего	121	63	46	16	574	214	594	34	75	15	?	?

Таблица 2

Число родов пещерной фауны в отдельных районах

Группы	Число родов по отдельным районам				
	Крым	Закавказье	Балканы	Альпы	Пиренеи
Harpacticoida	2	7	12	11	5
Amphipoda	2	3	7	5	1
Isopoda	—	1	7	7	2

* Первая цифра в каждой графе означает общее число видов каждой группы, зарегистрированных в условиях подземного обитания, вторая—число специфических пещерных видов (эвтроглобионтов), тире—отсутствие данной группы, ? — отсутствие сведений по ней.

Далее, необходимо обратить внимание на сравнительную немногочисленность видов морского происхождения в закавказской подземной гидрофауне. Анализируя происхождение подземной водной фауны Сербии, Караман [59] находит возможным рассматривать ее целиком как производную от морской фауны. Если в данном случае даже и допущено некоторое преувеличение, то для очень многих балканских водных эвтроглобионтов представляется весьма вероятным их морское происхождение. Между тем среди закавказских эвтроглобионтов только роды Niphargus и Troglocaris могут быть причислены к группе морских элементов. Однако, как будет видно из дальнейшего, нет никаких оснований предполагать их непосредственное вселение из моря в закавказские грунтовые воды. Этот процесс происходил вне района нашего исследования.

По поводу отсутствия в Закавказье многих форм, совершивших в других местах переход из моря в подземные воды через систему капиллярных ходов или прямо через устья подземных рек [5, 57, 59], можно пока что высказывать только необоснованные предположения. Возможно, что литологический состав грунтов Черноморского побережья послужил препятствием для формирования капиллярной сети ходов, по которым морская грунтовая фауна могла переходить в пресные грунтовые воды. Не менее существенным кажется описанное для района Сочи — Мацеста наличие двух мощных слоев грунтовых вод, зараженных сероводородом и подстилающих тонкий свободный от сероводорода поверхностный слой грунтовых вод [8, 31]. Наконец, следует иметь в виду, что специфическая солоноватоводная фауна, населявшая Черное море до прорыва Дарданелл, не проявляла никаких тенденций к подземному обитанию и нет ни одного эвтроглобионта, связанного с нею какими-либо родственными отношениями.

Наряду с указанными негативными особенностями закавказской подземной фауны следует подчеркнуть и наличие в ее составе нескольких родов, более богатых закавказскими, чем южноевропейскими видами, или совсем не представленных в Южной Европе видами эвтроглобионтами. Так, например, для западного Закавказья указано 5 видов рода Nesticus, а для Франции — 2. Роды Bryocamptus, Ligidium и Cylisticus широко распространены на Балканах, но только на поверхности земли, а в пещерах западного Закавказья открыто 4 вида эвтроглобионта первого рода и по одному — двух других [12, 13, 15]. Следовательно, пещерные фауны Южной Европы и Закавказья в известной своей части рекрутировались из разных источников: некоторые роды, образовавшие то или иное количество видов в пещерах Закавказья, совсем не переходили к подземному обитанию в условиях Южной Европы. Это обстоятельство накладывает отпечаток своеобразия на закавказскую пещерную фауну.

IV. Распространение пещерных животных в пределах Черноморского побережья Кавказа

Рассматривая приведенные выше в списке пещерных животных местонахождения отдельных видов, нетрудно убедиться в неоднородности пещерной фауны Черноморского побережья Кавказа. Наряду с формами, занимающими всю эту полосу, имеется ряд видов и даже родов, приуроченных только к тому или другому району Черноморского побережья. В частности, выделяются два самостоятельных района — юго-восточный и северо-западный, каждый из которых может быть определенным образом охарактеризован фаунистически. Граница между ними проходит приблизительно через Гудаути, для одних форм — несколько восточнее, для других — несколько западнее.

Из моллюсков семейства Zonitidae в наибольшем количестве пещер встречен Oxychilus raddei, однако он приурочен только к окрестностям Сухуми и Гудаути. Бокоплав Zenkevitschia admirabilis обитает во многих пещерах, но также только в тех же районах. Только в районе Сухуми и далее на восток найдены бокоплавы Niphargus longicaudatus magnus, N. ablaskiri и N. ablaskiri inermis [3, 4]. Зато виды этого рода из группы stygius констатированы только в пещерах района Хосты и Адлера. Наряду с этим N. puteanus широко распространен вдоль всего побережья.

Чрезвычайно показательно распространение мокриц: Caucasoligidium cavernicola со своими подвидами обитает лишь в окрестностях Сухуми и Гудаути, а Ligidium cavaticum и Caucasocyphoniscus cavaticus — только в окрестностях Хосты и Адлера [13, 14]. Неоднородность пещерной фауны Черноморского побережья Кавказа не менее четко выявляется на примере распространения пауков из рода Nesticus. Из 4 видов этого рода восточнее Гудаути найден только один — N. zaitzewi (7 местонахождений), остальные обнаружены западнее [44]. Многоножки из сем. Glomeridae обитают лишь в окрестностях Хосты и Адлера.

Таким образом, если основываться на распространении бокоплавов, моллюсков и мокриц, то границу между северо-западным и юго-восточным районами надо проводить между Гудаути и Гаграми, если на пауках — то между Гудаути и Псырцхой. Во всяком случае Гудаути выступает в роли промежуточного участка, обладающего, впрочем, и некоторыми оригинальными чертами. Так, только в этом районе удалось обнаружить ложноскорпионов из рода Blothrus, бокоплава Synurella behningi [7] и др.

Некоторые данные позволяют предполагать, что сухопутная фауна северо-западного района может считаться более древней пещерной фауной, чем фауна юго-восточного района. Именно в северо-западном районе найдены древний эвтроглобионт — паук Troglohyphanthes birsteini, многоножки Glomeridae, слепой жук из группы Trechini. Мокрицы северо-западного района (Ligidium cavaticum, Caucasocyphoniscus cavaticus) полностью утеряли органы зрения и пигмент, в то время как юго-восточные Caucasoligidium сохранили хорошо выраженные глаза. Эти различия можно было бы объяснить более древним в геологическом смысле слова возрастом пещер северо-западного района, для чего, однако, пока нет никаких геологических и геоморфологических оснований.

Намечаемое районирование Черноморского побережья Кавказа по пещерной фауне находится в соответствии с распределением некоторых компонентов наземного населения и растительности этой страны. В своем известном опыте зоогеографического районирования Кавказа Сатунин выделил западное Закавказье в качестве цельного единого района, указав на характерную для него бедность фауны позвоночных и богатство фауны мокриц и многоножек [39]. Детальный анализ последней группы позволил Ломандеру (Lohmander [62]) разделить западное Закавказье на северо-западную и юго-восточную части и провести границу между ними лишь несколько западнее, чем это предлагается мной. Гроссгейм, основываясь на ботанических данных, различает в пределах Черноморского побережья Кавказа северо-западный участок — «Черкесию» и юго-восточный — «Абхазию», граница между которыми проходит по р. Мзымте, т. е. еще западнее, чем граница Ломандера [21]. Правда, Малеев критикует предложенную Гроссгеймом схему и находит более правильным, вслед за Кузнецовым [28], считать единым фитогеографическим районом все побережье от Туапсе до Колхидской низменности [33]. Однако частичное совпадение между установленными Гроссгеймом районами и районами Ломандера и моими, быть может, не случайно, и биогеографическая неоднородность «Колхиды» в понимании Малеева представляется весьма вероятной.

Если действительно по подземной фауне, с одной стороны, и по наземной фауне и флоре,— с другой, Черноморское побережье Кавказа подразделяется сходным образом на северо-западную и юго-восточную части, то, очевидно, различия в пещерной фауне между этими частями не зависят от возможных различий в условиях существования в пещерах того или иного района. Можно предполагать, что пещерные обитатели при переходе к подземному образу жизни сохранили различия, приобретенные их предками еще на поверхности земли.

V. Родственные отношения закавказских пещерных животных

Анализируя положение в системе закавказских эвтроглобионтов, можно разделить их на две большие группы: 1) группу видов, близких, а иногда и тождественных обитателям пещер Балканского полуострова и вообще стран, лежащих вокруг Средиземного моря, и 2) группу эндемичных видов, для которых не удается указать близко родственных им форм среди эвтроглобионтов других стран.

Последняя группа менее многочисленна. В нее входят сухопутные моллюски Oxychilus raddei и O. birsteini, один вид бокоплавов (Zenkevitschia admirabilis), мокрицы, многоножки, жук Bryaxis hypocrita. Все эти виды принадлежат к эндемичным родам и подродам. К этой же группе примыкают рачки-гарпактициды из родов Bryocamptus и Moraria. Подземные виды Bryocamptus обладают одним признаком, свойственным только кавказским представителям этого рода (положение внутренней апикальной щетинки) [12], и, вероятно, произошли от наземных видов на месте. Согласно Ломандеру, эндемичные подземные роды многоножек Leucogeorgia и Archileucogeorgia представляют собой древних компонентов кавказской фауны [62]. В этом и некоторых других случаях приходится предполагать вымирание наземных предков закавказских подземных эндемиков.

Группа видов, близких к эвтроглобионтам кругосредиземноморских стран, объединяет значительное количество форм. К ней относится, по сообщению Г. Г. Щеголева, описываемая им из кутаисских пещер пиявка, близкая к балканской Dina absoloni. Рачок Ceuthonectes sèrbicus, найденный также в кутаисских пещерах, был обнаружен ранее в пещерах Сербии; помимо него, к тому же роду принадлежит еще только 1 вид из подземных вод Пиренеев. Другой веслоногий рачок — Speocyclops colchidanus принадлежит к роду, представленному 2 подземными видами в Югославии, 4 — в южной Франции, 1 — в Румынии, 1 — в южной Австрии, 2 — в северной Италии, 2 — в северной Испании и 1 — в наземных водах Англии [60]. Третий веслоногий рачок Elaphoidella birsteini — приближается к балканским пещерным представителям этого рода, но отличается от них присутствием 5 придатков на внутренней лопасти основного членика пятой пары ног, что свойственно только видам подрода Chappuisiella, обитающим в Индо-Малайской, Австралийской и Неотропической областях [12]. Очень близки к южноевропейским формам оба закавказских пещерных водных брюхоногих моллюска (Horatia и Lartetia), принадлежащие к новым для СССР родам, известным до сих пор только из подземных вод южной Европы.

К этой же группе южноевропейских форм относятся и многие пещерные паукообразные. Ложноскорпионы принадлежат к впервые указанному для СССР роду Blothrus, объединяющему многочисленные виды из пещер Балканского полуострова, острова Крита, Истрии, южной Франции и северо-западной Испании [29]. Также впервые указанный для СССР род Troglohyphanthes, представленный видом Tr. birsteini в Мзымтинских пещерах [44], заключает множество пещерных видов, разбросанных по всей Южной Европе, исключая Пиренейский полу-

остров, причем Трансильванские Альпы считались восточной границей этого рода; теперь ее приходится отнести далеко на восток. Наиболее богатый закавказскими пещерными видами род пауков Nesticus распадается на 4 группы — герцинскую, трансильванскую, динарскую и кавказскую. К последней принадлежат 4 кавказских вида, а 5-й (N. birsteini) относится к герцинской, наиболее примитивной группе видов. Кавказская группа подразделяется в свою очередь на 2 подгруппы — понтийскую и абхазскую, причем последняя сохраняет явные черты сходства с герцинской группой [43, 44].

Единственный закавказский подземный водяной ослик — Asellus infirmus — принадлежит к подроду Proasellus [1], виды которого обитают в подземных и наземных водах стран, лежащих вокруг Средиземного моря, в том числе в Северной Африке. Северная граница ареала этого подрода довольно точно совпадает с южной границей максимального оледенения, причем близ этой границы встречаются исключительно подземные формы. Вероятно, в третичное время подрод был распространен гораздо шире, чем сейчас, но на территории, занятой впоследствии ледником, виды Proasellus погибли, а близ края ледника сохранились только под землей, где они не подверглись губительному действию резкого похолодания.

Подвиды пещерной креветки Troglocaris schmidti известны из пещер Закавказья, Югославии и южной Франции [2, 8]. Такие же южноевропейские родственные связи свойственны многочисленным закавказским бокоплавам из рода Niphargus. Бо́льшую их часть я был склонен рассматривать как подвиды южноевропейских видов, часть — как самостоятельные виды, относящиеся, однако, к южноевропейским «группам» видов [3, 4]. Державин находит более правильным рассматривать закавказские формы Niphargus в качестве самостоятельных викарных видов [22]. Соглашаясь с ним в признании значительной степени условности видовых и подвидовых границ применительно к роду Niphargus, я остаюсь на своей прежней точке зрения ввиду того, что все виды Niphargus, к которым близки закавказские формы, широко распространены по всей Южной Европе и только их подвиды оказываются нередко узко локализованными. Поскольку принципиально важные отличия между близкими южноевропейскими и закавказскими формами отсутствуют, мне кажется более правильным считать последние лишь подвидами, подчеркивая этим тесные родственные связи подземных фаун западного Закавказья и кругосредиземноморских стран.

После работ Шелленберга (Schellenberg) морское происхождение рода Niphargus вряд ли может оспариваться, но вопрос о месте и времени его формирования остается невыясненным. А. Державин предполагает, что Niphargus возник в Сарматском море, так как современные представители этого рода приурочены к средиземноморской орогенической зоне, а один из них обнаружен в Каспии [23]. Оба довода не кажутся мне убедительными. Прежде всего не удается установить никакого соответствия между современным ареалом Niphargus и территорией, занимавшейся Сарматским морем. Оно покрывало только самый северо-восточный угол этого ареала (часть бассейна Дуная), а также Крым и Кавказ, в то время как основная область распространения Niphargus, приходящаяся на Францию, южную Германию, Бельгию, южную Англию, бо́льшую часть северной Италии и весь Балканский полуостров, оставалась сушей. Далее, каспийского Niphargus никак нельзя считать остатком сарматской фауны, как это справедливо отмечает в одной из своих работ и А. Державин [23]. «Более правильным,— пишет он,— следует признать допущение вторичного заселения Каспия нифаргом из подводного придонного родника...». К этому надо добавить, что в составе фауны бокоплавов Каспия, происшедших в конечном итоге от сарматских предков, нет ни одной формы, связанной узами

хотя бы самого отдаленного родства с группой Niphargus. То же самое относится и к известным в ископаемом состоянии сарматским каспийским бокоплавам.

Значительное сходство ареалов родов морского происхождения — Troglocaris и Niphargus, с одной стороны, и многочисленных перечисленных выше сухопутных и чисто пресноводных родов,— с другой, заставляет предполагать единый способ расселения всех животных, принадлежащих к южноевропейской группе форм. Иными словами, приходится признать, что Troglocaris и Niphargus покинули море прежде, чем наметился разрыв закавказской и южноевропейской пещерных фаун.

Таким образом, закавказская пещерная фауна в значительной части представляет собой восточный форпост южноевропейской пещерной фауны. Закавказские представители этой последней в различной степени обособились от своих южноевропейских родичей. Немногие вообще не изменились (Ceuthonectes serbicus), другие отклонились до степени подвида, наконец, третьи (большинство) образовали особые виды, близкие к южноевропейским.

Разрывы ареалов — западное Закавказье — Кругосредиземноморье — не специфичны для пещерной фауны. Подобным же образом распространены многие наземные животные, а также растения, особенно хорошо исследованные в биогеографическом отношении. Тесная связь флор западного Закавказья и Кругосредиземноморья заставляет ботаников относить район нашего исследования к Эвксинской провинции Средиземноморской области [33]. Эта связь, согласно Вульфу [20] и Малееву [33], может быть объяснена только существованием в третичное время Понтической и Эгейской суши, объединявших разорванные ныне ареалы кругосредиземноморских форм и опустившихся под воду в плиоценовое время.

Такое предположение, основанное на солидных геологических данных, можно применить и к пещерным животным.

Отсюда следует, что роды и виды с разрывом ареалов западное Закавказье — Балканский полуостров должны считаться остатками единой фауны, населявшей до плиоцена Понтическую и Эгейскую суши. Очевидно, фрагменты той же фауны могут обитать также в Малой Азии и в Крыму, но, к сожалению, пещерная фауна этих стран остается почти неизученной. Тем не менее из Крыма известно несколько пещерных видов, близких к закавказским и балканским. Таковы, например, Niphargus pliginskii, Moraria subterranea, монотипический род Pseudoblothrus, весьма близкий к Blothrus, и некоторые другие. Интересно отметить, что один из пещерных видов Blothrus известен с острова Крита, который, как известно, входил в состав Эгейской суши. Близость пещерной фауны Балкан и Малой Азии подтверждается открытием в южной Сербии единственного известного из Малой Азии подземного бокоплава Niphargus aquilex tauri [58].

Имеющиеся скудные данные по Крыму позволяют высказать предположение о менее тесной связи крымской пещерной фауны с балканской, чем закавказской пещерной фауны с этой последней. В то же время наблюдаются некоторые особенности, общие для Крыма и Закавказья и несвойственные Балканам. Крымские Bryocamptus tauricus и Br. bispinosus родственны закавказскому Br. innominatus [11], в обеих странах встречаются эвтроглобионтные Ligiidae, отсутствующие на Балканах. Быть может, указанные формы независимо перешли к подземному образу жизни после прекращения прямого сообщения между Крымом, Закавказьем и Балканами.

В заключение следует остановиться на более отдаленных родственных связях кругосредиземноморской подземной фауны, составляющей значительную часть населения пещер западного Закавказья. Штаммер (Stammer [66]) указывал на возможность внедрения морских организ-

мов в пресные воды только в условиях тропического климата и на этом основании считал европейских подземных животных морского происхождения нижнетретичными реликтами тропической фауны. Мы знаем, однако, что переход из моря в пресные воды при соответствующем ходе геологической истории тех или иных морей происходил и при умеренном и даже арктическом климате. Кроме того, на ряде примеров можно показать, что не только формы морского происхождения, но и многие древние пресноводные и сухопутные южноевропейские пещерные животные более или менее родственны именно компонентам тропической фауны.

Согласно Киферу (Kiefer [60]), упоминавшийся выше род Speocyclops произошел от рода Bryocyclops, представленного несколькими видами в экваториальной Африке, на Суматре, Яве и Ново-Гебридских островах. Elaphoidella birsteini из Михайловской пещеры близка к подроду Chappuisiella из Индо-Малайской, Австралийской и Неотропической областей [55]. Другие европейские подземные Elaphoidella также сближаются в систематическом отношении с наземными видами Индии, Явы и пр. [11]. Род Stenasellus представлен 11 формами в пещерах Балканского полуострова, северной Италии, Пиренеев и Португалии, а 1 вид открыт в грунтовых водах тропической западной Африки [64] [7]. Подземные роды Bathynella и Parabathynella известны из Югославии, Швейцарии, Франции и южной Германии, а один из видов Parabathynella описан из пещеры на Малайском полуострове. Согласно Лапшову, группа ложноскорпионов, к которой относится род Blothrus, имеет тропическое происхождение [29]. Пещерные сенокосцы из сем. Phalangodidae из Пиренеев, южных и Трансильванских Альп и Корсики, по Жаннелю, могут считаться «пережитками тропической фауны»; все это семейство сейчас распространено в тропиках [56]. Другой сенокосец из пещер Балканского полуострова — Travunia troglodytes, выделенный в особое семейство, близок к группе видов семейства Triaenonychidae, населяющей Сахару, Аравию, Туркмению и Гоби [54]. Водяной клещ из грунтовых вод Карпат Mideopsis longipalpis относится к подроду Nudomideopsis, включающему еще только 1 вид из Бразилии [67].

Число подобных примеров со временем можно будет, вероятно, увеличить еще больше и еще убедительнее доказать, что южноевропейская подземная фауна в значительной своей части должна считаться дериватом тропической наземной фауны и представляет собой остаток богатой фауны тропического облика, населявшей Европу до середины третичного времени. В этом отношении пещерная фауна аналогична реликтовой средиземноморской флоре, также связанной своим происхождением с тропиками [20, 28, 33].

Однако если существование тропических по происхождению растительных форм в Средиземноморье легко объясняется теплым, мягким климатом этой страны, то причины сохранения тропических элементов фауны в суровых условиях подземного обитания кажутся на первый взгляд загадочными. При разрешении этой загадки следует иметь в виду сходство между условиями обитания под землей и в тропиках в отношении известного постоянства таких важных факторов, как температура и влажность. Возможно, что организмы, вообще говоря, легче приспосабливаются к значительным, но постоянным отклонениям от исходных условий, чем к резким колебаниям какого-либо фактора. Не лишено вероятия и предположение о сохранении тропических предков современных европейских эвтроглобионтов при постепенном понижении температуры, не испытавшей под землей резких суточных и сезонных колеба-

---

[7] Еще один вид этого рода описан недавно мною и И. Старостиным из грунтовых вод восточной Туркмении (ДАН СССР, т. LXIX, № 5, 1949).

ний, оказавшихся гибельными для тропических элементов на поверхности земли. В этой связи интересно, что глубоководная океаническая фауна, обитающая также при постоянных условиях, произошла, согласно Экману, от тропической, а не от умеренной или арктической мелководной фауны.

Литература

1. Бирштейн Я. А., О водяных осликах Кавказа, Сборн. трудов Зоол. музея МГУ, вып. 4, 1936.— 2. Бирштейн Я. А., О пещерных креветках Абхазии, Зоологический журнал, т. XVIII, № 3, 1939.— 3. Бирштейн Я. А., Пещерные бокоплавы Абхазии, Сборн. трудов Зоол. музея МГУ, вып. 6, 1940.— 4. Бирштейн Я. А., К фауне пещерных бокоплавов Абхазии, Biospeologia sovietica, III, Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., т. XLIX, № 3-4, 1940.— 5. Бирштейн Я. А., Жизнь в пещерах, Успехи совр. биол., т. XIII, № 3, 1940.— 6. Бирштейн Я. А., Эволюция и адаптация пещерных животных, там же, т. XIV, № 3, 1941.— 7. Бирштейн Я. А, Объем и распространение рода Synurella (Crustacea, Amphipoda), ДАН СССР, т. LX, № 4, 1948.— 8. Бирштейн Я. А., Нахождение пещерной креветки Troglocaris в грунтовых водах Мацесты и связанные с этим вопросы, Biospeologica sovietica, X, Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир , т. LIII, № 3, 1948.— 9. Бирштейн Я. А., Malacostraca der Kutais-Höhlen am Rion (Transkaukasus, Georgien), Zool. Anz., Bd. 104, H. 5/6, 1933.— 10. Бирштейн Я. А. и Лопашов Г. В., Исследования фауны пещер СССР в 1935—1939 гг., Biospeologica sovietica, 1, Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., т. XLIX, № 3-4, 1940 — 11. Боруцкий Е. В., Copepoda-Harpacticoida из пещер Крыма и Закавказья, Biospeologica sovietica, II, там же.— 12. Боруцкий Е. В., Пещерные Harpacticoida Закавказья, Biospeologica sovietica, XI; там же, т. LIII, № 4, 1948.— 13. Боруцкий Е. В., Наземные Isopoda пещер Кавказа и Крыма, I. Сем. Ligiidae, Biospeologica sovietica, XII, там же, т. LV, № 6, 1950.— 14. Боруцкий Е. В., Наземные Isopoda. II. Сем. Trichoniscidae (подсем. Haplophthalminae), Вестн. МГУ, № 5, 1948 — 15. Боруцкий Е. В., Новые и мало известные виды рода Cylisticus, там же, в печати.— 16. Боруцкий Е. В., Expedition der Biologischen Station zu Kossino, zum Zwecke der Erforschung der Kutais-Höhlen am Rion, Mitt. Höhlen und Karstforschung, H. 2, 1930.— 17. Боруцкий Е. В., Unterirdische Fauna der Kutais-Höhlen am Rion (Transkaukasus, Georgien). Copepoda — Harpacticoida, Zool. Anz., Bd. 88, H. 5/6, 1930.— 18. Боруцкий Е. В., Zur Kenntnis der unterirdischen Fauna der Kutais-Höhlen am Rion (Transkaukasus, Georgien). Copepoda — Cyclopoida, ibid., Bd. 89, H. 11/12, 1930.— 19. Бронштейн З. С., Ostracoda пресных вод, Фауна СССР, Ракообр., т. II, вып. 1, 1947.— 20. Вульф Е. В., Историческая география растений, 1944.— 21. Гроссгейм А. А., Анализ флоры Кавказа, Труды Бот. ин-та Азерб. фил. АН СССР, т. I, 1936.— 22. Державин А. Н., Подземные бокоплавы Закавказья, Изв. АН Азерб. ССР, № 8, 1945.— 23. Державин А. Н., Нифарг Каспийского моря — Niphargus caspius sp. nova, ДАН Азерб. ССР, т. I, № 2. 1945.— 24. Жадин В. И., Die Süsswassermollusken aus den Rion-Höhlen bei Kutais (Transkaukasien, Georgien), Arch. Molluskenkunde, Bd. 64, Nr. 1, 1932.— 25. Зайцев Ф. А., К фауне пещер Абхазии, Сообщ. Груз. фил. АН СССР, т. I, № 1, 1940.— 26. Зайцев Ф. А, Новый пещерный вид подсемейства Trechini из Грузии (Coleoptera, Carabidae), там же, т. II, № 1—2, 1941.— 27. Кожевников Г. А., Пещерные животные и новые опыты над ними, Русск. ведом., №№ 39 и 43, 1900.— 28. Кузнецов Н. И., Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции, Зап. АН, VIII сер., т. XXIV, № 1, 1909.— 29. Лапшов И. И., Пещерные Pseudoscorpiones Закавказья, Biospeologica sovietica, V, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. XLIX, № 3-4, 1940.— 30. Лепнева С. Г., Личинки ручейников из пещер Закавказья, Biospeologica sovietica, VII, там же.— 31. Макаренко Ф. А., О закономерностях подземного питания рек, ДАН СССР, т. LVII, № 5, 1947.— 32. Малевич И. И., Малощетинковые черви пещер Закавказья, Biospeologica sovietica, IX, там же, т. LII, № 4, 1947.— 33. Малеев В. П., Растительность причерноморских стран, ее происхождение и связи, Труды Бот. ин-та АН СССР, сер. III, вып. 4, 1940.— 34. Новиков М., Скельская пещера и ее фауна, Зап. Крымс. об-ва естествоисп., т. I, 1911.— 35. Плавильщиков Н. Н., Новый вид жуков-ощупников из пещер Закавказья (Coleoptera, Pselaphidae), Biospeologica sovietica, VI, Бюлл. МОИП, т. XLIX, № 3-4, 1940.— 36. Плигинский В. В., К фауне пещер Крыма, Русск. энтом. обозр., т. XXI, 1927.— 37. Садовский А. А., Xiphocaridinella kutaissiana n. g. et sp. (сем. Atyidae) из подземной пещеры под Кутаисом, Закавк. краеведч. сборн., сер. А, естествозн., 1930.— 38. Сатунин К. А., Экскурсия в пещеры Сухумского округа, Пещеры-реликаны Абласкира и Адзаба, Изв. Кавк. отд. Русск. геогр. об-ва, т. XXI, 1911—1912.— 39. Сатунин К. А., О зоогеографических округах Кавказского края, Изв. Кавк. музея, т. VII, 1913.— 40. Семенов А. П., Кавказский пещерный представитель рода Dolichopoda Bol., Русск. энтом. обозр., т. I, 1901.— 41. Харитонов Д. Е., О пещерных пауках Абхазии, Материалы по фауне Абхазии, 1939.— 42. Харитонов Д. Е., Новые данные по фауне Arachnoidea пещер Абхазии, Труды

Зоол. ин-та АН Груз.ССР, т IV, 1941.— 43. Харитонов Д. Е., К фауне пещер Кавказа, Изв. Биол. н.-и. ин-та при Молотовском гос. ун-те, вып. 2, 1941.— 44. Харитонов Д. Е., Пауки и сенокосцы из пещер Закавказья, Biospeologica sovietica, IX, Бюлл. МОИП, т. LII, № 2, 1947.— 45. Цветков Б. Н., Заметки о пещерных моллюсках Закавказья, Biospeologica sovietica, IV, там же, т. XLIX, № 3-4, 1940.— 46. Шугуров А. М., Много ли известно о фауне пещер Крыма и Кавказа? Естествозн. и география, 1912.— 47. Юзбашьян С. М., Некоторые итоги изучения кутаисской пещерной креветки, Труды Зоол. сект. Закавк. фил. АН СССР, т. I, 1934.— 48. Юзбашьян С. М., О шакуранской пещерной креветке, Труды Биол. ст. НКП Груз. ССР, т. I, 1940.— 49. Юзбашьян С. М., О редукции органов зрения пещерных креветок, Сообщ. Груз. фил. АН СССР, т. I, № 4, 1940.— 50. Юзбашьян С. М., О редукции некоторых органов у пещерных Atyidae, Журнал общ. биол., т. I, № 2, 1940.— 51. Юзбашьян С. М., О подвидах и внутривидовой дифференциации у Troglocaris kutaissiana Sadowsky, Сообщ. АН Груз. ССР, с. II, № 10, 1941 и т. III, № 2, 1942.— 52. Юзбашьян С. М., К изучению фауны Niphargus в Грузии, там же, т. III, № 10, 1942.— 53. Юзбашьян С. М., К вопросу о типах редукции органов в онтогенезе, Зоологический журнал, т. XXVI, № 3, 1947.— 54. Absolon K. u. Kratochvil J., Zur Kenntnis der höhlenbewohnenden Araneae der illyrischen Karstgebiete, Mitt. Höhlen-Karstforsch., Bd. 3, 1932.— 55. Chappuis P. A., Copépodes (1-e série) avec l'énumeration de tous les Copépodes cavernicoles connus en 1931, Arch. Zool. exp. gen., t. 76, 1933.— 56. Jeannel R., Faune cavernicole de France avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain, Encycl. Entom., vol. VII, 1926.— 57. Karaman St., Die Fauna der unterirdischen Gewässer Jugoslaviens, Verh. Intern. Ver. Limnol., Bd. VII, 1935.— 58. Karaman St., Über serbische Niphargiden, Охридск. Зборн., кн. 1, 1943.— 59. Karaman St., Die unterirdischen Amphipoden Südserbiens, ibid.— 60. Kiefer F., Über Systematik und geografische Verbreitung einiger Gruppen stark verkümmerter Cyclopiden (Crustacea, Copepoda), Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 70, H. 5/6, 1987.— 61. Leruth R., La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique, Mem. mus. R. hist. nat. Belg., 87, 1939.— 62. Lohmander H., Über die Diplopoden des Kaukasusgebietes, Göteborgs Kungl. Vet. Vitt.-samh. handl., Ser. B., Bd. V, H. 1, 1936.— 63. Reimoser E., Eine neue Nesticus-Art aus dem Kaukasus, Zool. Anz., Bd. 88, H. 5/6, 1930.— 64. Remy P., Un Stenasellus en Afrique Occidentale Française — S. Chappuisi n sp. de la cote d'Ivoire, Arch. Zool., exp. gén., t. 79, N. et R., 1938.— 65. Ruffo S., Studio sulla cavernicola della regione veronese, Boll. Ist. Entom. Bologna, vol. 10, 1937—1938.— 66. Stammer H. J., Alter und Herkunft der Tierwelt der Höhlengewässer Europas, C. r. XII Congr. Intern. Zool., 1936.— 67. Szalay L., Siebente Mitteilung über Wassermilben (Hydrachnellae) aus unterirdischen Gewässern des Karpathenbeckens, Ann. Hist.-Nat. Mus. Hung., vol. XXXVIII, No. 2, 1945.— 68. Verhoeff K. W., Eine cavernicole Symphyognathen-Gattung aus Georgien, Transcaucasien, Mitt. Höhlen-Karstforsch., H. 2, 1930.— 69. Verhoeff K. W., Cavernicole Oniscoideen, Mitt. Höhlen-Karstforsch., H. 1, 1932.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 4

К МЕТОДИКЕ ПРИБРЕЖНЫХ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

О. Б. МОКИЕВСКИЙ

Институт океанологии Академии Наук СССР

В течение летне-осеннего периода 1945 и 1946 гг. Черноморской экспедицией ИОАН проводилось изучение зообентоса, населяющего прибрежные рыхлые грунты западного Крыма (побережье Евпатория — мыс Тарханкут и частично Каркинитский залив). При этих работах систематически применялась водолазная аппаратура и в связи с этим был разработан ряд способов количественного учета донной фауны, а также приемы количественных исследований в зоне прибоя и в супралиторали. Описываемая ниже методика была, с некоторыми дополнениями и усовершенствованиями, применена и в дальнейшем, при литоральных работах Охото-Аянского отряда комплексной Курило-Сахалинской экспедиции ЗИН 1947 г. и в прибрежных исследованиях Дальневосточной экспедиции ИОАН летом и осенью 1948 г.

1. Водолазное дело и количественный учет

В настоящее время общепринятым орудием количественного учета донной фауны моря является дночерпатель. Но нередко раздавались и раздаются голоса сомнения в достоверности его данных (Месяцев, Линдрот и др.), и у нас нет объективных доказательств достаточно высоких коэффициентов уловистости как дночерпателя Петерсена, так и более совершенного призматического дночерпателя Гордеева [5]. Единственная известная нам работа Кирсопа (Kirsop [18]), в которой определялись подобные коэффициенты, ограничивалась скалистыми фациями и только лишний раз подтвердила, что на скалах дночерпатель как орудие количественного учета бесполезен. Затруднена работа дночерпателем и на грунтах, содержащих гальку, а также на плотных песках. На малых прибрежных глубинах, где невозможна работа судовыми тяжелыми дночерпателями, мы практически безоружны, так как малые шлюпочные модели почти не захватывают плотных грунтов, свойственных открытым участкам побережий. Помочь здесь может только применение водолазных приборов.

Помимо всех остальных богатых возможностей, которые таит для биолога использование водолазной аппаратуры, ее применение призвано сыграть большую роль в количественных исследованиях донной фауны и флоры: 1) как самостоятельный метод, позволяющий до некоторой степени перенести на дно наиболее совершенную литоральную методику учета населения при помощи пробных площадок, метод единственно возможный для количественного изучения ряда биотопов (твердые грунты различных глубин, все фации прибрежья, недоступного

судовым и шлюпочным исследованиям); 2) как средство корректировки работы дночерпателей путем получения контрольных данных, по которым можно вывести коэффициенты уловистости различных групп донного населения для дночерпателей различных типов на разных фациях, а также при помощи непосредственного наблюдения за работой дночерпателя на дне.

Но до сих пор богатейшие перспективы водолазных исследований использовались гидробиологами очень мало.

Здесь можно упомянуть из отечественных исследований работу М. С. Киреевой и Т. Ф. Щаповой [11] по годовому приросту алярий и ламинарий, выполненную при помощи профессиональных водолазов, далее А. И. Савилова [15], производившего погружения на морях Черном, Белом и Японском. Наконец, недавно появилось сообщение Р. С. Деньгиной [7] с описанием специальной рамы для количественного учета донной фауны, на твердых грунтах при участии водолаза.

Такое малое использование гидробиологами водолазной аппаратуры объясняется тем, что обычно применявшийся исследователями тяжелый вентилируемый скафандр имеет ряд существенных неудобств. К ним относятся: 1) тяжесть и громоздкость как самого аппарата, так и дополнительных грузов, вес которых составляет 45—50 кг; поэтому пользование этим аппаратом требует большой физической силы и тренировки и один только спуск и подъем уже требуют большого напряжения и быстро утомляют, вследствие этого не может быть и речи о нескольких погружениях в один день; 2) неуклюжий скафандр очень стесняет движения водолаза, а обязательное (в большинстве моделей) наличие на руках рукавиц, составляющих со скафандром одно целое, не дает возможности производить руками сколько-нибудь точные манипуляции; 3) при спуске в этом аппарате нельзя обойтись меньше чем тремя помощниками, из которых двое должны беспрерывно работать на помпе; 4) наконец, скафандр, грузы и особенно помпа очень неудобны для перевозки, что не позволяет пользоваться ими при ограниченных транспортных средствах небольших экспедиций.

2. Применявшаяся водолазная аппаратура

Применявшиеся нами легководолазные изолирующие кислородные аппараты марок ВИА-2, ИПА-3 и ИСА-М в значительной степени лишены указанных недостатков. Все они устроены очень сходно, но наиболее совершенным является аппарат ИСА-М [12]. Кислородный аппарат, впервые примененный для научных целей В. П. Зенковичем (1939 [10]), работает на сжатом кислороде, позволяет погружаться на глубины до 20 м и находиться под водой до 2 часов. Он гораздо легче вентилируемого скафандра и не требует такой затраты энергии, особенно при спуске и подъеме. Вес дополнительного груза для этого аппарата составляет всего 9 кг, сам аппарат весит еще меньше. Он меньше стесняет движения водолаза, позволяет обходиться без мешающих работе перчаток, а при достаточно теплой воде и без комбинезона, ограничиваясь лишь маской, аппаратом и грузом. Если же нужно только ознакомиться с характером дна и населяющих его биоценозов, не производя каких-либо работ, требующих устойчивости на грунте, то при известном навыке можно обходиться и без груза. Дыхание смесью с повышенным содержанием кислорода оказывает ощутимое тонизирующее влияние на организм.

Большим преимуществом изолирующего аппарата является также возможность сведения при работе в нем числа помощников до одного: сигнальщика. Все оборудование также менее громоздко, его легче возить с собой в полевых условиях.

Неудобства причиняет только снабжение кислородом при его большом потреблении. Один малый баллон содержит запас кислорода на 2 часа работы, и при интенсивных работах вдали от мест, где запас медицинского кислорода может быть пополнен, приходится возить с собой большие транспортировочные баллоны, очень тяжелые и громоздкие. Хранение химического поглотителя, особенно в небольших количествах, тоже требует большого внимания и частой аналитической проверки его доброкачественности.

Поэтому мы сконструировали очень портативный и простой прибор для дыхания атмосферным воздухом без подкачки, всецело оправдавший себя при работах на незначительной глубине. Наш аппарат состоит из маски и мундштучно-клапанной коробки от легководолазного аппарата ИПА-3 или ВИА-2. К вдыхательному клапану причленяются 3—4 колена гофрированной трубки от обыкновенного противогаза. Немного ниже (8—10 см) верхнего отверстия последнего колена прикрепляется поплавок с опорой, заставляющий верхнюю часть трубки с отверстием находиться все время в вертикальном положении над поверхностью воды, не будучи заплескиваемой волнами. К отверстию выдыхательного клапана причленяется лепестковый обратный клапан от гидрокостюма или от простого противогаза. Между ним и мундштуч-

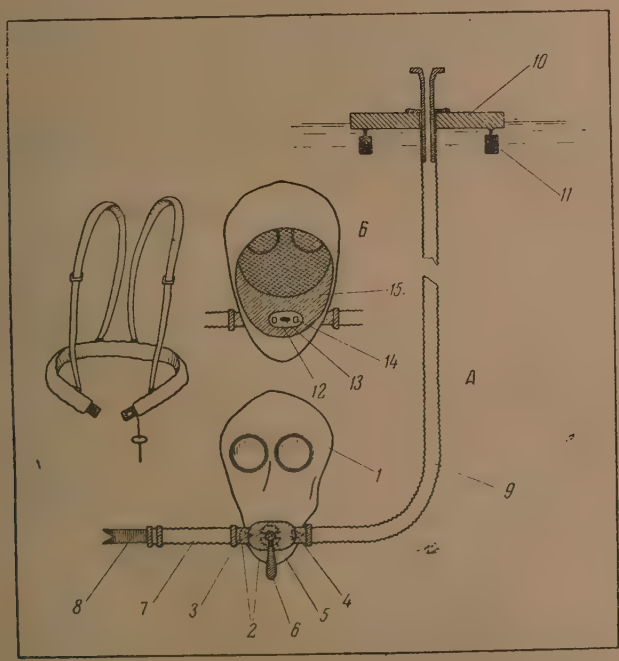

Схема упрощенного водолазного аппарата для малых глубин

А — внешний вид: *1* — маска, *2* — мундштучно-клапанная коробка, *3* — клапан выдоха, *4* — клапан вдоха, *5* — кран мундштучно-клапанной коробки, *6* — ручка трехходового крана, *7* — шланг выдоха, *8* — лепестковый травящий клапан, *9* — шланг вдоха, *10* — поплавок, *11* — грузики поплавка; *Б* — маска с оборотной стороны: *12* — загубник, *13* — дыхательное отверстие, *14* — сосочки, захватываемые зубами, *15* — обтюратор маски. Слева поясной груз к аппарату

но-клапанной коробкой также полезно вставить кусок гофрированной трубки, чтобы выдыхаемый воздух не проходил перед глазами и не мешал смотреть (см. рисунок).

Если к этому прибавить обычный поясной или ножной 9-кг груз, применяемый при работах в изолирующем аппарате, то это и составит все необходимое снаряжение для погружений в таком аппарате. При отсутствии готовых грузов можно использовать обшитый кусок якорной цепи или матерчатую кишку, набитую песком и надеваемую на спину. В холодной воде к этому добавится защитный гидрокостюм ГКО, ТУ-1 или «Эпрон».

Многие гидробиологи (Л. В. Арнольди, К. А. Воскресенский и др.) неоднократно пытались применить принцип дыхания атмосферным воздухом, используя шлем противогаза с уже готовой системой выдоха. Однако это не дало и не могло дать хороших результатов по следующей причине. Если в маске ИПА-3 практически отсутствует при дыхании мертвое пространство (наличие мундштука и распределительной коробки, обеспечивающей создание несмешивающихся токов вдыхаемого и выдыхаемого воздуха), то в противогазе оно очень велико и захватывает как всю полость маски, так и в значительной мере трубку вдоха. Наличие этого мертвого пространства обусловливает быстрое накопление в дыхательной системе углекислоты. Эта последняя, возбуждая дыхательный центр, вызывает резкое учащение дыхания. Все это вызывает плохое самочувствие, что и имело место в опытах Штиглера с дыханием под водой через трубку [16]. В последнем случае мертвое пространство, соответственно, было еще гораздо большим.

Но при отсутствии мертвого пространства, как это имеет место в нашем приборе, наличие некоторого дополнительного сопротивления вдоху не вызывает вредных последствий. Наиболее же вредное дополнительное сопротивление выдоху [14] в нашем приборе полностью отсутствует благодаря тому, что выдох производится непосредственно в воду.

Автор систематически погружался в описываемом аппарате в течение двух сезонов, причем иногда до 20 раз в день. Медицинский контроль не показал никаких нарушений ни со стороны сердца, ни со стороны легких. Нашим прибором пользовалось еще 4 человека, на здоровье и самочувствии которых погружения также не отразились.

Однако ввиду того, что пользование этим аппаратом все же ставит организм в несколько необычные условия, мы считаем необходимым рекомендовать всем, работающим с этим аппаратом, очень внимательно относиться к состоянию своего здоровья и самочувствию и при малейших неблагоприятных симптомах прекращать пользование прибором. Ни в коем случае нельзя спускаться со шлюпки, так как здесь легко ошибиться в оценке глубины, погрузиться слишком глубоко и попасть в зону с крайне затрудненными условиями дыхания. При спуске же с берега этого легко избежать, так как затруднение дыхания на определенной глубине само будет лимитировать глубину погружения.

Наш аппарат может быть применен только в тех местах, где столб воды над головой работающего водолаза не превышает 1 м. При большем столбе давление воды на грудную клетку слишком затрудняет вдох. Но и в этом случае возможно работать у самого дна; для этого приходится ритмично приподниматься для каждого вдоха и работать только на выдохе, опять наклоняясь ко дну. Однако к погружениям на эту глубину рекомендуется относиться с осторожностью и не злоупотреблять ими.

С первого взгляда глубина, на которой можно использовать этот аппарат, представляется слишком ничтожной. Но если, вспомнить, что уже на глубине 30—40 см очень трудно, даже в тихую погоду, манипулировать на дне, держа голову над водой, то представляется преимущество этого примитивного водолазного аппарата, позволяющего нагибаться непосредственно ко дну на глубинах от нескольких десятков сантиметров до двух с лишним метров.

3. Количественный учет под водой

Количественный учет фауны, расположенной в верхних горизонтах сублиторали, проводился тремя путями: во-первых, употреблялась металлическая призма или цилиндр с площадью сечения 100 см² и высотой около 40 см. С обеих сторон цилиндра (соответственно призмы) имеются съемные крышки, верхняя — с сеткой (ячея $^1/_2$—$^1/_4$ мм), нижняя — сплошная.

В верхней части прибор снабжен двумя ручками для упора. Нижние края, на которые надевается крышка, заострены. Прибор брался водолазом на дно (или спускался ему на канате) с надетыми крышками. Затем нижняя крышка снималась и прибор втыкался в грунт на глубину 20—25 см, после чего или подкапывался саперной лопаткой или просто опрокидывался на сторону; вслед за тем быстро надевалась нижняя крышка. Там, где глубина не превышала человеческого роста, можно было крышку и не надевать, а просто опрокидывать прибор и быстро поднимать его над водой. Опыт показал, что при этом не успевают выбраться из грунта и прибора даже такие подвижные организмы, как Euridice pulchra. Полученная проба затем разбиралась тотально.

Второй способ сводился к снятию грунта и находившейся в нем фауны с квадрата площадью 0,25 м². Для этого на грунт накладывалась рамка (удобнее пользоваться рамкой с высокими краями, которая, будучи воткнута в грунт, не дает оползать стенкам ямы, получающейся при копании) и саперной лопаткой снимался весь грунт на глубину около 20 см. Грунт собирался в мешок из плотной мешковины, по краям отверстия которого была вшита проволока, мешавшая ему спадаться. Лопата вводилась в грунт так, чтобы ее режущий край в грунте находился возле нижнего края мешка, а верхний край последнего прикрывал бы тупой край лопаты. Затем лопата одной рукой вталкивалась в мешок и одновременно движением другой руки верхняя стенка мешка как бы стирала грунт с лопаты в глубь мешка. Эта операция требует некоторого навыка, который, впрочем, приобретается очень быстро. После того как грунт со всей площадки бывал полностью снят, мешок завязывали или просто перекручивали и поднимали на поверхность.

Эти пробы, служившие для учета крупных форм, для которых площадка в 100 см² была недостаточной (Donax, Nassa, Diogenes, Venus и др.), промывались на ситах. Наконец, закладывались еще более крупные площадки, в 1 м², на которых наиболее крупные представители фауны собирались с поверхности вручную. Верхний слой грунта на этих площадках пропускался через пальцы и, таким образом, добывались и наиболее крупные представители инфауны (Donax и Venus, живущие под самой поверхностью грунта). Несмотря на кажущуюся примитивность этого способа, он вполне себя оправдывал для крупных форм.

Эта методика не претендует на универсальность. Указанными приемами, очевидно, не улавливается в должной мере подвижный нектобентос (Decapoda, Mysidacea и пр.), для учета которого в настоящее время вообще еще не существует удовлетворительных приборов. Но все же эти способы, безусловно, значительно эффективнее малых дночерпателей (в том числе, очевидно, и 0,1 м²); по глубине и полноте захвата с ними могут быть сравнимы только большие судовые дночерпатели 0,25 м², которые никак не могут быть применены в прибрежной (в узком смысле) полосе. Кроме того, примененная нами методика по своему принципу приближается к литоральной и до какой-то степени, за вычетом нектобентоса, дает сравнимые с литоралью данные.

Для учета фауны зарослей макрофитов нами был модифицирован цилиндр Водяницкого [4]. В качестве каркаса использовалась рама планктонособирателя Богорова [3], у которого стакан был обрезан и вместо него на нижней крышке было круглое отверстие площадью $^1/_{20}$ м².

Каркас был обшит марлей, которая над нижней крышкой с отверстием образовала фартук. Прибор мы надевали на заросли, которые обрезали у самого основания или подкапывали, затем прибор опрокидывали, причем одновременно спускали и завязывали фартук, и цилиндр с пробой отправляли на поверхность.

4. Количественный учет на литорали

Применение обычного литорального метода закладки пробных площадок становится в зоне прибоя практически невозможным, так как волны вымывают часть организмов, заносят в образующуюся при копании яму грунт и организмы извне. Поэтому в указанной зоне мы работали при помощи тех же призм и цилиндров, о которых уже говорили в предыдущем разделе. Значительная плотность населения зоны прибоя в обследованном нами районе вполне позволяла ограничиться при работе на ней призмами с площадью основания, равной 100 см². Пользование такими малыми площадками имело в данном случае и то большое преимущество, что позволяло гораздо тоньше улавливать границы распределения отдельных форм в этой очень узкой зоне. При меньшей плотности поселений приходится пользоваться призмами до 400 см². Если же и этот размер площадки является слишком малым, то приходится итти по пути увеличения числа проб.

Призма (соответственно цилиндр) втыкалась в грунт на глубину 20—35 см, извлекавшийся грунт обычно разбирался тотально в противне с водой, без промывки на ситах, что не позволяло ускользнуть и самым мелким из видимых невооруженным глазом форм.

Большую услугу оказали нам эти приборы и на супралиторали. Нам не приходилось встречать в литературе специальных методов для учета очень подвижных литоральных форм, таких, как Talitridae, некоторые Gammaridae, насекомые и др. В результатах работ, проведенных методом площадок, обычно указывается (например [9], стр. 157) или подразумевается, что подобные формы не учитывались. А между тем они нередко, как это имело место на супралиторали западного Крыма, являются весьма существенным компонентом тех или иных сообществ. Для учета таких форм нами был применен принцип, заимствованный из наземной экологии, принцип биоценометра Кинга [19].

Призма с надетой верхней крышкой втыкалась в грунт на 10—15 см, подкапывалась лопаткой, на призму надевалась нижняя крышка, затем прибор ставился вертикально и через верхнюю сетку в него наливалось 40—60 см³ 4—5%-го формалина. Через 10—15 минут грунт вываливался в противень, осматривались стенки и крышка призмы, а затем проба подвергалась тотальной разборке. Сходным образом брались пробы в водорослевых выбросах, причем здесь, ввиду огромного количества талитрид, иногда можно было довольствоваться призмой 25 см². На выбросах предпочтительнее работать цилиндром, режущие края которого должны быть в достаточной степени острыми, так как растительная масса, а в особенности «стебли» цистозиры, оказывает им значительное сопротивление. Также лучше брать в этом случае более концентрированный (10—15%) формалин, так как последний хуже пропитывает гниющие водоросли, чем песок.

Следует оговориться, что применение этой методики не позволяет учитывать мелких Apterygota, Acarina и др., которых можно более или менее полно выбрать только в живом виде. Но, с одной стороны, значительная часть этих форм относится скорее к микро-, чем к макробентосу, изучение которого требует иной методики; с другой стороны, удельный вес указанных выше групп в водорослевых выбросах не слишком велик (по данным Гурвича и Матвеевой [6], для беломорской лито-

рали их максимальная биомасса не превышает 2—3 г/м²), в то время как талитриды, которые не могут быть учтены без отравления всей пробы, в нашем материале решительно преобладали в выбросах над всеми остальными видами. Так, на песчаной супралиторали западного Крыма Talorchestia deshayesei (Aud.) давала биомассу до 121 г/м² и 48 400 экз. на 1 м², в водорослевых выбросах Orchestia montagui Aud. и O. gamarellus Pall.— до 864 г/м² и 154 200 экз. на кв. метр.

При помощи указанной методики нам удалось непрерывно проследить изменение качественного и количественного состава биоценозов от верхней границы супралиторали до глубин 15—16 м, которые уже в значительной мере были охвачены судовыми исследованиями. Была выделена специфичная для лишенного приливов Черного моря псевдолиторальная зона [2], понимаемая нами как зона прибоя и аналогизируемая с истинной литоралью приливных морей. Количественные данные, характеризующие население этой зоны, оказались довольно неожиданными.

Так, например, вопреки общепринятому представлению о безжизненности полностью открытых действию прибоя песчаных и галечных пляжей, в омываемом прибоем песке был обнаружен широко распространенный и высокопродуктивный биоценоз Donacilla-Ophelia с биомассой, достигающей 996,75 г/м² (средняя биомасса — 86,93 г/м²). Население незащищенных галечных пляжей, где преобладает Gammarus marinus, дает биомассу до 30,25 г/м² при 14 600 экз. на кв. метр.

В верхней сублиторали открытого побережья в пределах биоценоза «диогенового песка» (Загоровский и Рубинштейн [8]) нами располагается «донаксовая модификация диогенового песка», дающая среднюю биомассу 32,46 г/м², из которых на долю руководящей формы — Donax julianae — приходится 27,65 г/м². Ниже располагаются две малопродуктивные группировки. В тех местах, где выходы коренных пород прикрыты только тонким слоем песка, развивается «мономорфная модификация диогенового песка на переменном субстрате», населенная одним только Diogenes varians со средней биомассой 0,59 г/м². Там же, где слой песка толще, на глубине 5—6 м представлена переходная группировка, фауна которой очень бедна качественно (4 вида) и количественно (средняя биомасса — 7,08 г/м²). Здесь, помимо D. varians, имеются в небольших количествах как D. julianae, так и руководящие формы нижележащей группировки — Venus gallina и Nassa reticulata.

Эта последняя группировка в нашем материале представлена 12 видами и дает среднюю биомассу 71,57 г/м² при 413 экз. на кв. метр.

Литература

1. Арнольди Л. В., Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море. 1. Южный берег Крыма, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VII, 1, 1941.— 2. Арнольди Л. В., О литорали в Черном море, Тр. Севастоп. биол. ст., VI, 1948.— 3. Богоров В. Г., Инструкция для проведения гидробиологических работ в море, М.— Л., 1947.— 4. Водяницкий В. А., Отчет о работе Новороссийской биологической станции за 1927 г., Русск. гидробиол. журн., VII, 1—2, 1928.— 5. Гордеев В. Д., Призматический дночерпатель. Изв. ТИНРО, 19, 1945.— 6. Гурвич Г. С. и Матвеева Т. А. Материалы к изучению супралиторали Белого моря, Тр. Гос. гидрологич. ин-та, 9, 1939.— 7. Деньгина Р. С., Применение водолазной техники в гидробиологии, Природа, 4, 1948.— 8. Загоровский и Рубинштейн, Материалы к системе биоценозов Одесского залива Зап. об-ва сельск. хозяев Юга России, 86, 1916.— 9. Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, II, 1947.— 10. Зенкович В. П., о подводных геологических работах в водолазном аппарате, Природа, 5, 1940.— 11. Киреева М. С. и Щапова Т. Ф., Отчет о стационарных работах по изучению подных водорослей. Тр. Иодной экспед., 1931.— 12. Клименко Н. А., Павловский К. А. и Максименко В. П., Учебник легководолаза военно-морских сил, М., 1948.— 13. Никитин В. Н., Гудаутская устричная банка, Тр Научн. рыбохоз. ст. Грузии, I, 1. 1934.— 14. Прикладовицкий С., Физиология и патология водолазной работы в изоли-

рующих кислородных приборах, М., 1936.— 15. Савилов А. И., Материалы по биологии трепанга в заливе Петра Великого, Сб. научн. студенч. работ МГУ, Зоология, X, 1939.— 16. Сози Я. И. и Павловский К. А., Гигиена водолазного труда, М., 1943.— 17. Щапова Т. Ф., Донная растительность северо-восточных заливов Каспийского моря; Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак, Ботанич. журн. СССР, XXIII, 2, 1938.— 18. Kirsop, Preliminary study of methods of examining the life of the sea bottom, Publ. Puget-Sound Biol. St., 3, 1922.— 19. Shelford, Field and laboratory ecology, Baltimore, 1929.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 4

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

К ИЗУЧЕНИЮ РАЗМНОЖЕНИЯ ПЕСТРОГО СКОРПИОНА (BUTHUS EUPEUS KOCH.)

Д. Н. КОБАХИДЗЕ

Институт зоологии Академии Наук Грузинской ССР
и Тбилисский педагогический институт им. А. С. Пушкина

Среди ядовитых для человека представителей скорпионофауны Грузинской ССР большое значение имеет пестрый скорпион. Несмотря на это, вопросы размножения, так же как и другие детали его био-экологии, не были предметом специального изучения. Некоторые моменты био-экологии пестрого скорпиона, описанные в монографии А. А. Бялыницкого-Бирули [1], требуют дальнейшей проверки и пополнения. А. Ковалевский и Н. Шульгин [2] не сообщают, к какому из двух кавказских видов (Buthus eupeus Koch, B. caucasicus Nordm.) относятся приведенные в их работе несколько фактов размножения скорпионов.

В данной работе мы попытались на основе полевых исследований в условиях Тбилиси и его окрестностей несколько пополнить существующий пробел по вопросу размножения пестрого скорпиона.

Материал и метод

Систематические полевые наблюдения были проведены в 1947 г. в самом Тбилиси и на его ближайших окраинах. Кроме наблюдений в поле, мы проводили также учеты плодовитости в основном путем систематических вскрытий определенного количества самок. Для выяснения постепенного развития яиц мы провели также измерения яиц и эмбрионов. В таблицу в качестве индексов внесены как предельные показатели — минимумы и максимумы (за скобками), так и средние показатели (в скобках). Средние данные при каждом учете выведены из измерения 10 экз. яиц или эмбрионов, а при учете плодовитости — при вскрытии 10 экз. самок. Для учета плодовитости при нахождении новой популяции каждая пойманная самка со своим потомством фиксировалась в 70° спирте, а потом в лаборатории тщательно подсчитывалось ее потомство (вскрывались и яичники).

На начало и конец сроков размножения, на длительность эмбриогенеза пестрого скорпиона в условиях Тбилиси в 1947 г. несомненно своеобразно повлияла исключительно ранняя весна. Так как пестрый скорпион встречается на различных высотах, то наши данные не могут быть с абсолютной точностью отнесены к скорпионам, живущим в других местообитаниях.

Собственные данные

Активная жизнь пестрого скорпиона возобновляется с наступлением весны. Уже 19.IV, 23.IV и 30.IV.1947 неоднократно находили скорпионов под камнями на склоне у Черепашьего озера в состоянии полной активности. В это же время созревают яйца в яичниках скорпиона. Так, у пойманной 23.IV.1947 самки было найдено 34 экз. яиц, имеющих размеры: большой диаметр — 307—360 (337) μ, малый диаметр — 275—329 (307) μ. К этому времени относится также и начало спаривания. Доказательством этого может послужить тот факт, что у некоторых самок, пойманных 3.V.1947 около оз. Лиси и изолированных в дальнейшем поодиночке в алюминиевые бюксы в лаборатории, развились эмбрионы. А. А. Бялыницкий-Бируля [1] указывал, что самок пестрого скорпиона больше, чем самцов. Мы подытожили его материа-

лы и получили следующие цифры: всего учтено 149 экз., из них 102 ♀ (68,5%) и 47 ♂ (31,5%); приблизительное соотношение — 1 ♂ : 2 ♀. В результате наших подсчетов взрослых особей в Тбилиси и его ближайших окрестностях мы получили такие цифры: всего учтено 420 экз., (69,9%) и 130 ♂ (31,0%), т. е. соотношение и здесь приблизительно равно 1 ♂ : 2 ♀.

Результаты систематических вскрытий самок до конца периода эмбриогенеза, с указанием индексов плодовитости и индексов размеров яиц и эмбрионов приведены в таблице.

Плодовитость и размеры яиц и эмбрионов у пестрого скорпиона по данным 1947 г. (Тбилиси и его окрестности)

Материалы добыты		Колич. вскрытых самок	Колич. яиц на одну самку	Размеры яиц и эмбрионов в микронах	
место	дата			по длине	по ширине
Около оз. Лиси	3.V	10	24—40(29,0)	329—403 (365)	307—382 (340)
Около Черепашьего озера	16.V	10	17—38(30,1)	1465—1864 (1725)	1332—1731 (1564)
Худадовский лес	27.V	10	20—45(33,0)	1931—2300 (2231)	1598—2118 (1925)
Фуникулер	3.VI	10	22—39(32,8)	2198—2597 (2376)	1865—2198 (2131)
Окраина Ваке	24.VI	10	26—41(31,0)	2398—2731 (2571)	2131—2531 (2298)
Около ст. Рустави	30.VI	10	23—38(31,6)	3800—4960 (3970)	2296—2652 (2325)
Около ст. Гардабани	3.VII	10	20—44(32,6)	4060—5030 (4225)	2200—2730 (2389)
Около Черепашьего озера	16.VII	10	24—42(31,8)	4887—5290 (4966)	2275—2610 (2426)
Фуникулер	23.VII	10	27—40(36,8)	5020—5520 (5270)	2400—2590 (2510)
Около дер. Цхнети	4.VIII	10	26—38(33,3)	5130—5530 (5296)	2410—2601 (2505)

Следовательно, как максимальные и минимальные показатели, так и средняя плодовитость на одну самку дают некоторое отклонение по различным местообитаниям. Средний индекс плодовитости на одну самку выражается в 17—45 (32,2) яиц (или эмбрионов).

После спаривания начинается интенсивное дробление, первые стадии сегментации, укрупнение яиц, что в основном происходит приблизительно в мае (16.V.1947 — около Черепашьего озера, 27.V.1947 — Худадовский лес). С этого времени яйца хорошо заметны даже снаружи сквозь тонкий желтый панцырь брюшка. С наступлением июня яйца становятся уже крупными, имеют зародышевую оболочку (3.VI.1947 — Фуникулер), а к концу этого месяца отмечались самки, в яичниках которых образовались эмбрионы с конечностями и «хвостом» (24.VI.1947 — окраина Ваке). В конце июня и начале июля (30.VI.1947 — около ст. Рустави и 3.VII.1947 — около ст. Гардабани) мы находили самок с крупными эмбрионами, имеющими черные пигментированные глаза, оформленные конечности и «хвост». Со второй половины июля (16.VII.1947 — около Черепашьего озера) мы находили самок, вполне готовых к отрождению эмбрионов, а несколько позже (22.VII.1947 — Худадовский лес) уже началось отрождение новой популяции [1]. Во всех

[1] Найденные молодые скорпионы имели значительную коричневатую пигментацию спинной стороны тела. Находясь в норке матери, они не облепляли тело матери и были достаточно юркими. Поэтому следует предполагать, что отрождение в Худадовском лесу началось не 22.VII.1947, когда мы их обнаружили, а несколькими днями раньше.

последующих сборах вначале отрождение носило единичный характер (23.VII.1947 — Фуникулер, 5 ♀ из 15 ♀ с отрожденным потомством, 10 ♀ с эмбрионами), позже — массовый характер (31.VII.1947 — Грмагеле, 7 ♀ из 10 ♀ с отрожденным потомством, 3 ♀ с эмбрионами). В начале августа темп размножения пошел на снижение, а уже 13.VIII.1947 (около ст. Вазиани), 14.VIII.1947 (около дер. Дигоми), 15.VIII.1947 (около Черепашьего озера) среди пойманной сотни взрослых скорпионов мы не находили не только беременных самок, но даже и самок с недавно отродившимся потомством. Только 16.VIII.1947 на склоне горы около дер. Окрокана среди большого количества самок удалось найти трех самок с уже отходящим от матери потомством. Поэтому эту дату следует считать концом отрождения новой популяции в условиях Тбилиси.

Эмбриональный период развития пестрого скорпиона в условиях Тбилиси продолжается приблизительно 2,5—3 месяца, процесс отрождения нового потомства укладывается приблизительно в месячный срок. Процесс отрождения у каждой самки продолжается не более суток.

Как показали учеты, основная масса яиц оплодотворяется и дает нормальные эмбрионы; незначительная часть яиц не развивается. Так, из 660 яиц 604 (91,5%) развились в эмбрионы, а 56 (8,5%) не развились. Яиц в яичниках на одну самку в среднем немного больше (32,2 экз.), чем отрожденных одной самкой (в среднем) скорпионов (31,1 экз.).

Отродившаяся популяция не сразу приступает к активной, самостоятельной постэмбриональной жизни. Молодые, светлые (со слабой коричневатой точкообразной пигментацией спинной стороны тела), еще мало движущиеся, беспомощные скорпионы облепляют тело матери и в таком скученном виде прячутся в норку под камнями, приготовленную еще до отрождения. Даже при искусственном разъединении в этот период новорожденные скорпионы вновь скучиваются. По нашим наблюдениям в лаборатории, только через 8—10 дней после отрождения, когда они сбрасывают первую шкурку, начинается уход от защиты матери, что происходит постепенно. Совершенно окрепшие, юркие молодые скорпионы, со значительной коричневой пигментацией спинной стороны тела, способные к добыванию пищи, приступают к самостоятельной жизни, прячась поодиночке под камнями.

Выводы

1. Развитие яиц в яичниках пестрого скорпиона совпадает с началом наступления его активной жизни (апрель). В это же время начинается спаривание скорпионов. Соотношение полов: ♀ 69,0%, ♂ 31,0%, т. е. приблизительно 1♂ : 2 ♀.

2. Индекс плодовитости пестрого скорпиона по подсчитанным в яичниках яйцам равняется 17—45 (32,2) экз. на одну плодовитую самку. Из всего количества яиц 91,5% развивается в эмбрионы, а 8,5% не развивается.

3. Отрождение новой популяции пестрого скорпиона начинается со второй половины июля, конец отрождения происходит во второй половине августа. Каждая самка рожает всех скорпионов в течение суток.

4. Эмбриональный период развития в условиях Тбилиси и его окрестностей продолжается приблизительно 2,5—3 месяца.

5. Через 8—10 дней после отрождения, сбросив первую шкурку, новорожденные скорпионы начинают самостоятельную жизнь.

Литература

1. Бялыницкий-Бируля А. А., Членистобрюхие паукообразные Кавказского края, ч. 1. Скорпионы, Записки Кавказск. музея, серия А, № 5, 1917.— 2. Ковалевский А. и Шульгин Н., К истории развития Кавказского скорпиона (Androctonus ornatus), Записки Новорос. об-ва естеств., т. XI, вып. 1, 1885.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 4

РЕЦЕНЗИИ

Проф. А. А. ЗАХВАТКИН. **СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ НИЗШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ,** Изд-во «Сов. наука», Москва, 1949; 392 стр., 125 рис.

Русская, а затем советская эмбриология всегда характеризовалась своей прочной связью с эволюционной теорией. Начиная с классических исследований А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова, создавших сравнительную эволюционную эмбриологию, эта направленность прослеживается до А. Н. Северцова и П. П. Иванова. Изданная в 1949 г. книга проф. А. А. Захваткина, опирающаяся на замечательную монографию И. И. Мечникова «Эмбриологические этюды о медузах» (1886), органически входит в эту серию исследований.

Книга А. А. Захваткина[1] посвящена одному из наиболее сложных и актуальных вопросов общей биологии — проблеме происхождения индивидуального развития многоклеточных. Тем самым она одновременно целиком посвящена и вопросу о происхождении многоклеточных животных. Успешное развитие эволюционного учения в нашей стране позволило А. Н. Северцову, А. А. Заварзину и Н. Г. Хлопину высказать ряд соображений по этому вопросу. Но несмотря на значительный интерес, который представляют высказывания отдельных исследователей, решение проблемы происхождения многоклеточности до последнего времени велось лишь путем создания тех или иных теорий, имеющих более или менее умозрительный характер. Реальная разработка проблемы после И. И. Мечникова не предпринималась, хотя после выхода в свет его классической монографии прошло более 60 лет. За это время накопился некоторый новый фактический материал по развитию низших Metazoa, значительно углубились наши знания по строению и размножению простейших и таким образом возникла настоятельная потребность в пересмотре нового фактического материала и его оценке в плане теории Мечникова и других исследователей.

В своей книге А. А. Захваткин поставил себе целью обобщить весь накопившийся за последние 50 лет фактический материал и конкретизировать пути становления многоклеточности. К сожалению, заглавие книги не отражает ее содержания. Значительно больше соответствует последнему взятый в скобки подзаголовок: «Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных».

Рецензируемая книга представляет собой совершенно оригинальное исследование, построенное на большом литературном, фактическом материале; она разделена на четыре части, которым предпослано краткое предисловие и подробное введение. В конце книги дано заключение по всему изложенному материалу.

Рассмотрев все основные теории происхождения многоклеточных, автор приходит к выводу, что после Мечникова все попытки сопоставления развития низших многоклеточных с простейшими были основаны на произвольном и случайном материале без учета особенностей цитологии и циклов развития Protozoa. Именно поэтому они не шли дальше более или менее остроумных соображений и гипотез. Между тем при правильной постановке вопроса нельзя отбрасывать огромный мир протистов; невозможно излагать эмбриологию, начиная с губок, как это везде принято; только при рассмотрении морфологии и циклов развития Protozoa становятся понятными особенности онтогенеза многоклеточных.

Рассматривая организацию и размножение простейших, автор прежде всего констатирует, что среди простейших есть истинно одноклеточные и надклеточные формы. Переход к надклеточности совершается путем полимеризации (В. А. Догель), т. е. увеличения числа ядер, жгутиков и других органелл. При этом следовало бы указать, что В. А. Догель не обозначил термином «полимеризация» определенное явление, а показал, что это один из главнейших путей эволюции простейших. В другом месте, говоря об олигомеризации, автор вообще не упоминает В. А. Догеля, хотя именно им был установлен этот принцип эволюции. В установлении этих двух принципов эволюции значение В. А. Догеля следовало бы подчеркнуть.

Установив три главных типа организации одноклеточных и взаимообратимость этих типов, А. А. Захваткин, используя терминологию Шаттона и Львова, делит все

[1] Книга была обсуждена на теоретическом семинаре Зоологического института Академии Наук СССР и в Ленинградском обществе анатомов, гистологов и эмбриологов.

процессы размножения одноклеточных на 1) монотомию — простое деление надвое, 2) палинтомию — цепь быстро следующих одно за другим делений и 3) вторичную симтомию, т. е. одновременный распад особи на ряд дочерних особей.

Каждый из этих типов размножения существует в нескольких вариантах, встречаясь в той или иной части цикла простейших. Понимая под онтогенезом не что иное, как развитие особи, автор тем самым делает возможным сравнение онтогенеза любых организмов.

Монотомия, простое деление надвое, может осуществляться в дифференцированной фазе организма — «протозойный тип» и в недифференцированном, неподвижном состоянии — «метазойный тип». Для проблемы происхождения онтогенеза у многоклеточных особенный интерес представляет палинтомия, которая возникает в результате избыточного гипертрофического роста: клетка как бы пропускает ряд делений и, приступая к размножению, сразу наверстывает их. Гипертрофический рост клеток происходит в определенных биологических условиях; из них главное значение имеет избыточное питание. Следовательно, гипертрофический рост и палинтомическое размножение «суть взаимно обусловленные явления». Наибольший интерес представляет табличная палинтомия, характеризующаяся делением клетки в двух взаимно перпендикулярных плоскостях, отвечающих сагиттальной и фронтальной плоскостям, что соответствует меридиональным бороздам дробления (по терминологии, принятой в эмбриологии). Дробление яйца Metazoa совершается по принципам кубической палинтомии, когда третья борозда проходит в экваториальной плоскости.

В результате сопоставления не по названию, а по существу своих биологических особенностей дробление яйца многоклеточных оказывается сравнимым с спорообразованием у некоторых простейших; получается возможность сравнивать не ту или иную стадию онтогенеза простейших и многоклеточных, а процессы и причины, вызывающие их, т. е. возможность устанавливать закономерности формирования онтогенеза у Protozoa и Metazoa.

Рассмотрение жизненных циклов у одноклеточных приводит автора к выводу, что характерное при этом воспроизведение себе неподобных может быть сравнимо с развитием многоклеточных, для которых характерно «воспроизведение себе подобных не непосредственно, а через длинную цепь превращений себе неподобных, пока не получится подобное начальному» (Лысенко, 1944), и всегда включает в себя одноклеточную стадию — яйцо. Прямым следствием дифференциации жизненного цикла у одноклеточных является появление разноклеточности, отличающейся от таковой у многоклеточных лишь своей неодновременностью. Другим следствием является интегрированность цикла, взаимозависимость отдельных стадий, «подчинение отдельных клеточных генераций циклу», что следует рассматривать как первый шаг на пути к интегрированному развитию многоклеточного.

Другим процессом, ведущим к интеграции одноклеточных, является образование колоний. При монотомическом способе их образования степень интегрированности слаба. Наоборот, при табличной палинтомии нерасхождение зооспор приводит к образованию синзооспор, т. е. шаровидных организмов, состоящих из многих клеток, имеющих эпителиальное строение и несущих жгутики. Прекрасный ряд, иллюстрирующий возникновение синзооспоры, наблюдается у Volvocales и у некоторых других фитомонад.

Совершенно оригинальным и имеющим первостепенное значение является вывод автора, что свободно плавающие бластулообразные личинки, встречающиеся у филогенетически очень далеких друг от друга организмов, могут оцениваться как синзооспоры одноклеточных; это стадия жгутиковой бластулы метагенетических медуз, губок и иглокожих.

Таким образом появляется в развитии Metazoa следующее звено, указывающее на тот процесс, каким шло формирование онтогенеза многоклеточных. Теория синзооспоры, ее биологическое значение и историческая обусловленность — центральная, наиболее интересная часть книги. Однако против трактовки жгутиковой бластулы, т. е. первичной личинки многоклеточных, как синзооспоры может быть выставлено возражение о вторичности в некоторых случаях жгутиковой бластулы и адаптивности ее признаков. Автор нацело отвергает эту возможность, но сохранение жгутиковой бластулы у таких высокоспециализированных животных, как иглокожие, заставляет все же предполагать, что эта стадия могла возникнуть и вторично, как приспособление к выполнению расселительной функции.

В том, что жгутиковая бластула, т. е. синзооспора, первична у низших Metazoa, убеждает нас сопоставление условий развития у различных гипогенетических медуз и появление у них этой стадии в развитии. Этот материал почему-то автором не был использован, а между тем для аргументации он был бы не лишним. Дело в том, что развитие у различных видов медуз протекает в различных условиях среды. У одних медуз развитие внешнее, у других внутреннее, и наконец, исследованная И. И. Мечниковым Cunina ведет паразитический образ жизни. Если в столь различных условиях, накладывающих свой отпечаток на онтогенез, все же образуется жгутиковая бластула, то, следовательно, эта стадия является всецело исторически обусловленной. В этом отношении очень интересно развитие Cunina. По теории П. П. Иванова, здесь произошла преждевременная дифференцировка на стадии двух бластомер; тем не менее бластула оказывается ресничной, т. е. проявляется исторически обусловленный признак, характеризующий сохранение стадии синзооспоры, несмотря на резко изме-

нившиеся условия развития. Сопоставление внутреннего и наружного развития у медуз также с несомненностью указывает на первичность и историческую обусловленность ресничной бластулы — синзооспоры.

Рассматривая формы дробления у губок и низших Cnidaria, А. А. Захваткин отмечает, что дробление этих форм не подходит под общие каноны развития Metazoa, и приводит высказывание Давыдова о том, что дробление гидроидов производит впечатление чего-то неустановившегося. Некоторую вариабильность дробления у низших Cnidaria А. А. Захваткин объясняет тем, что она как бы повторяет табличную палинтомию. Если у губок третья борозда дробления оказывается меридиональной, то этот факт еще можно трактовать как повторение табличной палинтомии. Но у гидромедуз мы встречаем такие вариации дробления, которые невозможно объяснить тем, что в истоках его лежала табличная палинтомия. Не отрицая того, что онтогенез многоклеточных несет в себе протозойные черты, все же надо указать, что качественный скачок, который произошел при возникновении многоклеточных, отразился на их онтогенезе. В онтогенезе низших многоклеточных поэтому мы вправе искать не только исторически обусловленные черты, но и качественно новые особенности. Они недостаточно подчеркнуты автором.

К этому можно было бы привести ряд примеров. Если как следует исследовать дробление у метагенетических медуз, то у них у всех окажется в той или иной степени выраженной эта «анархичность» дробления, и такое исследование даст возможность проследить происхождение уже установившихся типов дробления. Можно вполне согласиться с автором, что радиальное дробление является уже довольно специализированным и что спиральность в дроблении оказывается, в противоположность общепринятому мнению, весьма примитивной.

Но невозможно согласиться с А. А. Захваткиным, когда он трактует факультативное расхождение бластомер у Oceania как полиэмбрионию. Такое далеко идущее сходство дробления со спорообразованием вряд ли возможно. Тотипотентность бластомер у гидроидов является характерной чертой, выражающей примитивность самого онтогенеза. Мечниковым же было описано не только расхождение бластомер у Oceania, но и спонтанное срастание бластул у Mitrocoma, которое уже невозможно ни с чем сопоставить у простейших; однако оно является также выражением общей недетерминированности и примитивности дробления. Дробление есть палинтомия, и в этом его главное сходство со спорообразованием у простейших. На это указывает и сходство в строении жгутиковых клеток бластулообразных личинок. Правда, если такое сравнение приводит к установлению некоторого сходства между губками и иглокожими, то оно также подчеркивает и различия. Сходство цитологическое, нам кажется, указывает только на то, что и те и другие являются жгутиковыми клетками.

Процесс замещения палинтомического размножения палинтомическим воспроизведением ставит вопрос о тех условиях, которые привели к объединению зооспор в одно целое. Современные фитомонады иллюстрируют нарастание интегрированности колоний от четырехклеточного не интегрированного Gonium до уже интегрированных Endorina. При достижении 32 клеток уровень лабильной интеграции сменяется стабильным. При дроблении у гидромедуз уровень интеграции также переходит, повидимому, в иные качественные формы после стадии 16 бластомер. В этом автора убеждают опыты по разделению бластомер. У морских же ежей этот процесс протекает иначе, и вряд ли стоило вводить их сюда. Вообще отрыв развития морских ежей от прочих групп иглокожих и сближение его с развитием метагенетических медуз не имеет особенной познавательной ценности и для общих построений автора не нужен.

Устанавливаемая А. А. Захваткиным закономерность нарастания интеграции при увеличении числа клеток является весьма важным и очень перспективным обобщением.

Наибольшее количество возражений встречает 4-я часть книги: «Постэмбриональное развитие низших книдарий и губок и пути его эмбрионизации». В противоположность Volvocoidea, синзооспора Metazoa проделывает сложный метаморфоз, чтобы достичь стадии, когда становится возможной вегетативная деятельность. Превращение жгутиковой бластулы в вегетативную стадию, обладающую способностью к анимальному питанию, и представляет собой первичный метаморфоз. Он складывается в первую очередь из дедифференцировки жгутиковых клеток и миграции их в полость бластулы. Этот процесс А. А. Захваткин отказывается признать за гаструляцию, так как, по его мнению, гаструляция начинается только с того момента, когда происходит инвагинация. Своеобразная трактовка явления гаструляции прежде всего идет вразрез со взглядами И. И. Мечникова. Если А. А. Захваткин понимает по-своему процесс гаструляции, то прежде всего следовало бы дать определение, что такое гаструляция. Совершенно несомненно, что инвагинация есть уже высокоспециализированный процесс образования первичной кишки. Как всякий сложный процесс, возникший в процессе эволюции, он должен иметь свою историю. Эта история, следуя совершенно правильно подчеркиваемому автором принципу, должна изучаться путем сравнительного анализа гаструляции с учетом исторических и функциональных моментов. Целый ряд переходов и изменений в способе гаструляции мы находим у сифоидных медуз. Так, например, у Aurelia гаструляция может совершаться весьма различными способами, от иммиграции до инвагинации, и во всех случаях этот процесс приводит к одному и тому же образованию второго слоя.

При совершенно произвольном присвоении иглокожим стадии, соответствующей

плануле (момент иммиграции первичной мезенхимы), А. А. Захваткин не видит связи между особенностями развития и тем или иным видоизменением способа гаструляции. У иглокожих в типичном виде мы обнаруживаем инвагинационную гаструлу. Выселение мезенхимы раньше инвагинации происходит только у морских ежей и офиур, что стоит в связи со строением скелета личинки и его ранней дифференцировкой. Уже у звезд и голотурий при дроблении нет микромер и нет известкового скелета у личинки. Связь между скелетом личинки и ранним обособлением первичной мезенхимы у иглокожих настолько четкая, что не вызывает сомнения в чисто внешнем сходстве с униполярной иммиграцией у низших кишечнополостных.

Вариабельность процесса гаструляции у кишечнополостных заставляет признать, что этот процесс у них находится в периоде становления, и именно поэтому он обнаруживает такую изменчивость. Автору следовало бы более четко и прямо высказать свою точку зрения по такому важнейшему вопросу, как рекапитуляционное значение инвагинационной гаструлы. Если онтогенез в какой-то мере отражает эволюцию и признаки этого нужно искать на наиболее типичных стадиях развития у низших Metazoa, то почему же, придавая эволюционное значение жгутиковой бластуле как синзооспоре, не придавать такого же значения плануле или паренхимулле? Если в настоящий момент мы не можем еще объяснить их исторически сложившейся природы, то это вовсе не значит, что такие стадии нужно отбрасывать. Если считать, что в гаструляции отражается история развития, т. е. стоять на биогенетической точке зрения, то резкой грани между инвагинацией и иммиграцией или другими способами гаструляции провести нельзя, а гаструляцию нужно рассматривать как процесс, присущий всем Metazoa, у которых он проделал огромную эволюцию. Поэтому невозможно согласиться с автором, когда он отвергает наличие гаструляции у ряда Cnidaria.

А. А. Захваткин рассматривает развитие ряда Metazoa, у которых образуется морула, что обычно связано с некоторой специализацией ранних стадий развития, как смещение поздних стадий развития на более ранние. При чтении этой главы прежде всего остается неясным, в каком отношении явление, которое автор обозначает как эмбрионизацию, стоит к модусам Северцова.

В главе «Особенности клеточного строения сидячих вегетативных стадий» рассматривается сходство в строении клеток низших Metazoa с клетками простейших. Говоря сначала (стр. 328), что существование глубоких качественных различий между клетками Metazoa и одноклеточными не вызывает сомнений, автор далее (стр. 338, 357) устанавливает глубокое сходство между хоаноцитами губок и клетками энтодермы, с одной стороны, и определенными группами флагеллят — с другой; тем самым тело низших Metazoa превращается в колонию клеток. Повидимому, так получается против желания автора, ибо если различия существуют, то их следовало бы показать и подчеркнуть.

Из-за чисто морфологического и чисто формального сравнения клеток одноклеточных простейших и Metazoa эта глава и вызывает большое количество возражений. При этом совпадают в строении только некоторые клетки, а те, которые не совпадают, остаются вне рассмотрения, что также необходимо было бы отметить. Все дело в том, что отдельные цитологические признаки клеток Metazoa формально, без учета функциональных и других особенностей сопоставляются с одноклеточными простейшими. Совпадение общих органоидов говорит только о том, что и те, и другие — клетки. Как на пример сходства автор указывает, что и те, и другие — одноосные гетерополярные (стр. 357); но какие же эпителиальные клетки бывают не гетерополярными? Это свойство проистекает из положения эпителиальных клеток на разделе двух сред — внутренней и наружной.

Обращает на себя также внимание, что сопоставление строения клеток губок и кишечнополостных с клетками определенных групп жгутиковых из Protomonadina ничего не дает с точки зрения познания прямых предков Metazoa. Действительно, автор в заключении (стр. 363) совершенно правильно подчеркивает, что сложный цикл Protozoa должен был явиться предпосылкой становления многоклеточности. Между тем подобного рода циклы, свойственные среди ныне живущих форм паразитическим формам и Protomonadina, уже в силу простоты их не могут, конечно, рассматриваться как прямые предшественники губок и кишечнополостных. Таким образом, признание исторически обусловленных, протозойных особенностей в цикле низших многоклеточных ни в коем случае не позволяет конкретизировать те группы одноклеточных, которые непосредственно являлись бы их предками. Мы считаем поэтому недостаточно доказанным вывод автора, что клеточная теория имеет значение «теории протомонадного происхождения Metazoa, с одной стороны, и фитомонадного происхождения многоклеточных Volvocoidea и, вероятно, высших растений — с другой» (стр. 360).

Автор книги в заключении, как нам кажется, вообще недостаточно подчеркнул, что тенденция к многоклеточности через полимеризацию, через образование агрегатов и колоний проходит красной нитью через все группы простейших. Поэтому у автора в заключении остался неиспользованным весь фактический материал, изложенный во второй части книги, посвященной надклеточной организации простейших.

В последней главе автор рассматривает на примере губок теорию полового пути, законно критикуя взгляды зарубежных авторов.

Специально рассмотренные в пунктах VI и IX заключения условия интеграции

колоний вызывают ряд возражений. Правильно подчеркивая качественно новые особенности на разных уровнях интеграции, автор в то же время совершенно исключает из рассмотрения среду и развитие особенностей строения многоклеточных по пути адаптации к условиям существования. Хотя появление многоклеточности и должно рассматриваться как процесс, приведший к интенсификации общих жизненных функций (ароморфоз в смысле Северцова), но вряд ли правильно при рассмотрении становления этого процесса и обсуждения движущих сил выключать связь организма со средой.

В протистологии накоплен значительный экспериментальный материал по анализу причин, ведущих к образованию отдельных фаз цикла одноклеточных. Использование этой литературы, несомненно, позволило бы углубить познание движущих сил становления многоклеточности и в частности роли внешней среды. Отсутствие внимания к экспериментально-зоологической литературе у автора не случайно; уже на страницах введения он пытается отгородиться от экспериментальной эмбриологии, выдавая за ее «официального» представителя почему-то Нидхэма. Здесь не место входить в обсуждение методологических ошибок так называемой механики развития. Однако не считаться с фактами, добытыми экспериментальной эмбриологией, нельзя, и сам автор, цитируя на стр. 254 опыты по разделению бластомер у гидроидных медуз, использует их в пользу своей аргументации, а на стр. 370 указывает, что причинное объяснение процессов интеграции является задачей физиологии развития. Приходится пожалеть, что автор почти не использовал имеющуюся экспериментально-эмбриологическую и экспериментально-протистологическую литературу.

Нам представляется неверной категоричность утверждения автора, что советская эмбриология «характеризуется полным ее отходом от эволюционной теории» (стр. 4). Как А. Н. Северцов, так и ряд его учеников разрабатывали именно эволюцию эмбриогенеза. П. П. Иванов создал теорию ларвальных и постларвальных сегментов, целиком опирающуюся на исторические предпосылки и открывшую совершенно новые представления о филогенетических связях. Д. П. Филатов первым среди экспериментальных эмбриологов попытался подойти к вопросу об эволюции формообразовательных аппаратов и т. д.

Книга написана конспективно и читается нелегко. Нередко, чтобы понять мысль автора, приходится заново перечитывать страницы. Это происходит в значительной степени оттого, что книга пересыщена мало употребительной специальной терминологией, значительную часть которой можно было бы без ущерба опустить. С другой стороны, на языке книги, повидимому, сказалось отсутствие у А. А. Захваткина самостоятельных исследований протистов и низших беспозвоночных. Ряд процессов был бы наверно проще описан, если бы автор сам его наблюдал. Поскольку книга целиком построена и теоретически обдумана на литературном материале, следовало бы более тщательно цитировать авторов; во многих местах остается неизвестным, откуда почерпнуты фактические данные, тем более, что в конце книги нет литературного указателя, о чем приходится пожалеть.

Следует указать также на некоторые мелкие технические погрешности: рис. 88 помещен на стр. 241, но ни на этой, ни на ближайших страницах нет о нем упоминания; на него ссылается автор один раз лишь на стр. 254. Рисунки на таблицах расположены не в порядке их нумерации. Часто недостаточны объяснения к рисункам и обозначения на них отсутствуют. Есть ряд опечаток (стр. 274, 275, 335).

Отмеченные недостатки не изменяют нашей оценки книги как большого достижения творческой мысли в советской биологической литературе. Автор дал оригинальную трактовку строения, процессов развития и размножения простейших, обосновал колониальную или, употребляя терминологию автора, «интеграционную» теорию развития многоклеточных, дал историческое объяснение путей становления процесса дробления и оценил биологическое, рекапитуляционное значение бластулы, как синзооспоры. Хотя трактовка ряда процессов, в особенности более поздних стадий развития, является дискуссионной, тем не менее острая постановка вопроса уже является стимулом дальнейшей их разработки. Хочется пожелать, чтобы классические исследования Мечникова, поднятые на принципиальную высоту Захваткиным, и в дальнейшем разрабатывались у нас в Союзе, причем не только на литературном материале, как это сделал автор рецензируемой книги, но и на обширном фактическом материале по развитию низших беспозвоночных.

Книга Захваткина настолько интересна и ставит столь много важных общебиологических проблем, что было невозможно их все осветить в одной рецензии. Было бы хорошо, если бы наши биологические журналы открыли дискуссию по поднятым в ней вопросам. Книга этого вполне заслуживает.

Л. Н. Жинкин, Д. М. Штейнберг

Г. А. НОВИКОВ. **ПОЛЕВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭКОЛОГИИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**, «Советская наука», 1949, стр. 1—602.

Книга Г. А. Новикова представляет сводку многочисленных методик полевых исследований биологии наземных позвоночных животных, разработанных за последние десятилетия зоологами в результате изучения промысловых животных, вредителей сельского хозяйства, охраны полезных видов млекопитающих и птиц и организации

борьбы с переносчиками различных инфекционных заболеваний. Значительная ценность книги становится очевидной, если учесть, что автор обобщил опыт советских экологов при решении ими конкретных практических задач в системе государственных заповедников, противочумных и противотуляремийных учреждений, организаций, ведущих борьбу с грызунами, промыслово-охотничьих биостанций и т. п.

До настоящего времени руководства подобного рода совершенно отсутствовали, несмотря на острую нужду в них среди зоологов различных специальностей, учащейся молодежи и работников сельского, лесного и охотничьего хозяйств и здравоохранения. Эта потребность в методическом руководстве по полевым исследованиям особенно возросла в связи с широко развернувшимися сейчас исследованиями по экологии полезных и вредных животных полезащитных лесных полос. С этой точки зрения издание книги Г. А. Новикова весьма своевременно, а практическая ее ценность весьма велика.

Автор справедливо не ограничивается изложением и критической оценкой существующих методик собственно экологических исследований, а первые три главы посвящает общим организационно-методическим указаниям. Здесь даются краткие сведения об экспедиционном и экскурсионном снаряжении и оборудовании, научном фотографировании, зарисовке и картировании, ведении дневников, что имеет немаловажное значение для молодых исследователей. Очень ценно также подробное изложение техники коллектирования и препаровки различных животных (гл. II), методики определения животных в природе, приемов наблюдений и т. п. (гл. III).

Автор совершенно прав, когда указывает, что «выбор темы должен основываться не столько на личных вкусах исследователя, сколько на сознании актуальности работы, значения ее для народа» (стр. 13). Это неоднократно подчеркиваемое основное положение автора представляет важное указание всем, особенно начинающим экологам, так как определяет центральную задачу советской экологии, имеющей целью не только изучить отдельных животных или ценоз в целом, но главным образом подчинить тот или иной вид интересам человека, интересам нашего социалистического общества.

Большое место в работе отведено изложению методики количественного учета различных животных (гл. IV). Здесь автор правильно предостерегает читателя от переоценки степени точности получаемых данных, подчеркивает их относительность и дает хорошую критическую сводку приемов количественного учета на маршрутах и площадках в основном для млекопитающих и птиц и, более кратко, для земноводных и пресмыкающихся. Личный опыт автора, широко используемый почти во всех разделах книги, значительно оживляет изложение.

Центральной главой всей книги Г. А. Новикова является глава V, посвященная методике изучения отдельных сторон жизни животных, их питания, вреда и пользы, размножения, динамики численности, суточной и сезонной жизни и т. п. Эта глава насыщена разнообразным и обильным материалом, почерпнутым как из литературы, так и из большого опыта самого автора. Излагаемые данные позволяют достаточно полно представить основные методические приемы собственно экологических и, отчасти, биоценотических исследований. Весь круг тематики данной главы продуман, спланирован и разработан с большой тщательностью и полнотой. Пользуясь указываемыми автором способами наблюдений, всякий начинающий работник с некоторой биологической подготовкой сможет самостоятельно провести необходимые исследования по широкому кругу вопросов.

Последняя глава книги охватывает вопросы изучения среды обитания (методика описания биотопов и местообитаний, защитных условий, микроклимата, кормовых ресурсов). Даваемая автором схема изучения и описания биотопов и местообитаний достаточно продумана и логична, но, к сожалению, изложена менее полно, чем предшествующие разделы. Автором вполне правильно подчеркнуто ведущее значение хозяйственной деятельности человека в определении условий обитания многих видов животных. Это особенно важно потому, что в настоящее время вносимые трудовой деятельностью человека изменения в природу играют огромную роль в жизни фаун целых крупных территорий, а также потому, что при помощи «антропургического фактора» мы ведем перестройку природы в нужном нам направлении. Величайшим претворением в жизнь этого положения являются грандиозные по своим масштабам работы армии ученых и производственников, проводимые сейчас на юге и юго-востоке европейской части Советского Союза.

Большой интерес представляют изложенные автором методики учета кормовых ресурсов различных млекопитающих и птиц. В таком полном виде эти важные вопросы экологии излагаются впервые, тем более, что во многих случаях вопросами изучения кормовых ресурсов занимаются ботаники и энтомологи, работы которых не всегда бывают достаточно известны зоологам позвоночных животных. В этом разделе, как и в ряде предшествующих, автор дает ценнейший фактический материал. К сожалению, шестая глава о методике изучения биотопов и местообитаний написана весьма лаконично. Последнее тем более досадно, что вопрос о биотопах, несмотря на кажущуюся простоту, является одним из мало разработанных и согласованных вопросов современной экологии. Автор не уделил должного внимания критическому разбору существующей запутанной терминологии и не дал оценки различного понимания биотопа отдельными исследователями.

При характеристике рецензируемой работы в целом необходимо отметить, что книга Г. А. Новикова, основанная на богатом опыте советских экологов, правильно ориентирует читателя на решение теоретически углубленных и практически актуальных вопросов современной экологии. Монографический характер излагаемого материала и четкость формулировок задач советской экологии в свете мичуринской биологии позволяют считать книгу Г. А. Новикова удачным опытом составления методического руководства. Кроме того, наличие в книге обширных и тщательно подобранных списков литературы, критическое освещение обильного фактического материала, почерпнутого главным образом из работ русских и советских ученых, делают книгу Г. А. Новикова первой крупной сводкой достижений отечественной экологии в области изучения позвоночных животных. Эта книга по существу является единственным пособием для каждого эколога и справочником, из которого он может черпать и руководящий методический материал и сведения о богатой экологической литературе по фауне нашей страны.

Рецензируемая книга Г. А. Новикова не лишена некоторых недочетов. Отмечу только наиболее существенные из них.

Сам автор в предисловии и в ряде мест обращает внимание читателя на то, что одной из задач экологии является изучение диких животных как хранителей и переносчиков заразного начала некоторых заболеваний человека и домашних животных. Однако описание методики паразитологических исследований, которые в настоящее время являются неотъемлемыми звеньями любого исследования по экологии позвоночного животного, в книге совершенно отсутствует. В пятой главе автор широко использует данные работ Колосова и Бакеева (1947), Наумова (1939, 1947), Киршенблата (1938) и др., на стр. 106 цитирует работы акад. Е. Н. Павловского (1948, 1949), а наряду с этим он оставляет без внимания все паразитологические данные об очаговости заболеваний, о влиянии паразитов на численность зверьков и т. п. Хотелось бы второе издание книги дополнить специальным разделом, посвященным этому вопросу. Перечисленные в разделе 5 «Программы аутэкологического изучения млекопитающих» (стр. 22—23) вопросы изучения «паразитов, болезней, врагов и конкурентов» слишком общи и не могут быть признаны за программу.

Также не обеспечены методическим руководством вопросы, касающиеся биоценотической тематики, изложенной в слишком общей форме (стр. 36—42). Наконец, программа по теме «Изменение волосяного покрова» (стр. 24) ошибочно ориентирует исследователя на одностороннее изучение сложного процесса линьки животных. К сожалению, подавляющее большинство экологов при изучении линьки до сих пор занималось только исследованием изменения состава и числа волос у млекопитающих и перьев у птиц. Изучению линьки эпидермиса кожи, сложной биологической цикличности тканей собственно кожи и ее дериватов посвящены отдельные работы главным образом гистологов (Боль и Николаевский, 1932; Браун и Островская, 1933, 1935; Ефимов, 1941; Троицкий, 1949, и др.). Наряду с этим, как показали мои исследования (В. Дубинин, 1950), линька млекопитающих и птиц представляет собой очень сложный биологический процесс, имеющий много общего с линькой покровов у других позвоночных. Изучение этих вопросов в полном объеме представляет очень большой теоретический интерес и имеет огромное практическое значение при анализе жизни наружных паразитов, имеющих важное эпидемиологическое и эпизоотологическое значение.

Существенным недостатком рецензируемого методического руководства является манера автора отсылать читателя к отдельным статьям, подробно разбирающим тот или иной вопрос методики, который автор почему-либо избегает трактовать сам. Подобные «недомолвки» автора, особенно в глазах периферийных работников, будут снижать общее достоинство книги. Подробное изложение всех методик, быть может, за счет сокращения некоторых других указаний, особенно необходимо было бы иметь в этой книге, так как многие журналы, в которых помещены рекомендуемые автором экологические работы, являются библиографической редкостью, что затрудняет, а подчас делает невозможным их своевременное использование.

Книга Г. А. Новикова является ценной потому, что показывает широту развития экологии в Советском Союзе, где условия для всестороннего изучения животных особенно благоприятны. При чтении книги отчетливо выступает преимущество нашей отечественной науки, видно как много сделали советские экологи, создавшие новое передовое направление в биологии, руководствующееся основными принципами марксистского диалектического метода. Появление сводки Г. А. Новикова по «полевым исследованиям экологии наземных позвоночных животных» значительно облегчает нам проведение унификации методов исследований, не говоря уже о большой роли этой книги в воспитании новых кадров биологов различных специальностей.

В. Б. Дубинин

СОДЕРЖАНИЕ

Е. Н. Павловский. Шестое совещание по паразитологическим проблемам при Зоологическом институте Академии Наук СССР 5—9 апреля 1950 г. . 289

С. П. Пионтковская. О влиянии агрокультурных приемов на популяцию клещей Hyalomma marginatum marginatum Koch. в районах полезащитных насаждений 297

А. Г. Тремль. Вредная черепашка Eurygaster integriceps Put. в условиях лесополосного земледелия 301

Г. Ф. Корсакова. К вопросу об организменной интеграции колониальных гидроидов. (Опыты с Obelia longissima и Laeomedea flexuosa) 307

В. Н. Вооре. О распространении ремнеца (Ligula) в водах Эстонской ССР . . 323

Е. М. Шумаков и Л. А. Яхимович. Особенности эмбрионального развития азиатской саранчи (Locusta migratoria L.) в связи с некоторыми условиями внешней среды 327

Р. С. Ушатинская. Значение влажности среды и пищи в холодостойкости амбарного долгоносика (Calandra granaria L.) 341

Ю. А. Орлов. О некоторых вопросах биомеханики черепа 350

Я. А. Бирштейн. Пещерная фауна Западного Закавказья 354

О. Б. Мокиевский. К методике прибрежных гидробиологических исследований 367

Краткие сообщения

Д. Н. Кобахидзе. К изучению размножения пестрого скорпиона (Buthus eupeus Koch.) 375

Рецензии 378

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Т-03985 Подписано к печати 22/VII 1950 Печ. л. 6

Уч.-изд. л. 9 Заказ 378 Тираж 3700 экз.

2-я типография Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 9 руб.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть перенумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фото — контрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински. Например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае первая буква рода и видовое название по-латински. Например: A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов [15] или Браун (Brown [10]). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

16. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного набора текста) не могут быть использованы.

17. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

Printed in the Union of Soviet Socialist Republics.